FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 27. BAND

DER GANZEN REIHE 127. BAND

4. HEFT

MIT 36 ABBILDUNGEN IM TEXT

Nachlaß von Prof. N. Malta

JENA

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1934

Flora. N. F. Band 27	Heft 4	S. 273—379, Jena, 26. 3. 1934

Inhaltsverzeichnis.

Seite

EBER, ERNA, Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae. Mit einem Anhang über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Ranales und Helobiae. Mit 25 Abbildungen im Text. . . 273—330

HÖFLER, KARL, Regenerationsvorgänge bei Griffithsia Schousboei. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 331—344

KAULE, ALBERT, Über die Cephalodien der Flechten. (2. Beitrag.) . 345—361

BERGDOLT, ERNST, Über die Bedingungen der Phyllodienbildung bei Acacia und über Licht-Reizbewegungen an Oxalis rusciformis-Phyllodien. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 362—379

Bandtitel und Inhaltsverzeichnis.

Die „Flora" erscheint zwanglos in einzeln berechneten Heften. Je 4 Hefte bilden einen Band. Im Jahre 1934 wird ein Band ausgegeben, der einen Gesamtpreis von RM 40.— nicht überschreiten wird.

*Manuskripte in deutscher Sprache, völlig druckfertig in Maschinenschrift, sind zu richten an Prof. Dr. **O. Renner**, Jena, Botanisches Institut.*

Äußerste Kürze wird allen Mitarbeitern zur Pflicht gemacht. Tabellen und Abbildungen sind auf das unumgänglich Nötige zu beschränken.

Verfassernamen sind dort, wo sie im Druck hervorgehoben werden sollen — nicht grundsätzlich, z. B. nicht bei öfterer Wiederholung — gerade zu unterstreichen, lateinische Namen sind gewellt zu unterstreichen. Die Texte zu den Abbildungen sind auf besonderem Blatt gesammelt beizugeben.

In den Literaturlisten sollen der Einheitlichkeit wegen Zeitschriftenartikel so zitiert werden wie bei Renner, Flora 127, S. 248 ff., also etwa: Muller, H. J., Oenothera-like linkage of chromosomes in Drosophila. Journ. of Genetics 22, 335—357 (1930); Einzelwerke so wie bei Schulle, Flora 127, S. 183 f., also etwa: Ulbrich, E., Biologie der Früchte und Samen. Berlin 1928. — Durchnumerierung der zitierten Arbeiten ist freigestellt, falls im Text auf die Nummern Bezug genommen wird.

Das Honorar beträgt RM 30.— für den Druckbogen, bis zu einem Höchstumfang von 4 Bogen. Dissertationen sind in beschränktem Umfang zugelassen und werden nicht honoriert. Von jedem Beitrag werden 30 Sonderdrucke auf Bestellung unentgeltlich geliefert. Weitere Sonderdrucke werden zu den Selbstkosten berechnet. Die Kosten nachträglicher Korrekturen im Satz können dem Autor berechnet werden.

Hausschwammforschungen

Begründet von Alfred Möller

Herausgegeben von Dr. Richard Falck, Professor der Technischen Mykologie

Soeben erschien:

Zehntes Heft:

Wirkung physikalischer Methoden der Vorbehandlung des Buchenholzes:

Die Einflüsse des Dämpfens, der Lagerung, des periodischen Dämpfens und der Scharftrocknung auf die Vergütung des Quellens und Schwindens

Quantitative Untersuchungen über Quellung und Schwund

Von

Richard Falck und Hermann Lutz

Mit 12 Abbild. im Text Rmk 4.—

Falcks Arbeiten hatten sich zunächst auf rein mykologisch-forstliche Fragestellungen beschränkt, indem die Erreger der Krankheiten des technisch verwerteten Holzes studiert und auf dieser Grundlage exakte Methoden zur Prüfung von Holzschutzmitteln bearbeitet wurden, wodurch es möglich wurde, die mykoziden Werte aller in Betracht kommenden Holzschutzmittel zahlenmäßig festzulegen. Über das Gebiet des chemischen Holzschutzes gegen holzzerstörende Pilze ist damit ein hinreichender Überblick erreicht worden.

Da aus der Praxis häufig auch Fragen des Holzschutzes gegen tierische Schädlinge kommen, wurden auch Methoden zur Prüfung des insektiziden Schutzwertes der Holzschutzmittel ausgebildet, wobei der Gedanke, die Schutzwirkungen gegen Pilze und Insektenlarven zu verbinden, weiterhin ein wesentlicher Antrieb wurde und veranlaßte, auch die Prüfung der Feuerschutzwirkung in die Arbeiten mit einzubeziehen.

411
580

Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae.

Mit einem Anhang über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Ranales und

Nachlaß von Prof. N. Mal

Von **Erna Eber** (München).

Mit 25 Abbildungen im Text.

Die Helobiae nehmen im System eine interessante Stellung ein. Als erste Ordnung der Monokotyledonen sind sie das Bindeglied zwischen den Monokotyledonen und den Dikotyledonen, speziell den Polycarpicae, mit denen sie naturgemäß viele übereinstimmende Züge haben. In dieser Beziehung wird in der Literatur neben gemeinsamen anatomischen Merkmalen besonders auf die Ähnlichkeiten im Blütenaufbau hingewiesen, so auf die im allgemeinen radiäre, nur bei abgeleiteten Formen dorsiventrale Ausbildung der Blüte, deren Perianth oft eine scharfe Sonderung in Kelch und Krone vermissen läßt, ferner auf die Dreizähligkeit der Blütenwirtel, namentlich des Perianths, die wir einerseits z. B. bei den Anonaceae, Aristolochiaceae, Lauraceae und manchen Nymphaeaceae, andererseits bei der Mehrzahl der Helobiae wiederfinden. Daneben gilt die oft spiralige Anordnung einzelner Blütenglieder, besonders der apokarpen Fruchtblätter auf verlängerter oder verbreiterter Blütenachse ebenfalls als gemeinsamer Zug.

Es ist erstaunlich, daß der Karpellbau selbst und die Plazentationsverhältnisse als wichtige Momente bis jetzt nur wenig in diese vergleichenden Betrachtungen miteinbezogen wurden. Die Untersuchungen, die darüber vorliegen, sind zumeist lückenhaft und wenig exakt, so daß auch die Schlüsse, die man daraus allenfalls hätte ziehen können, nicht den erforderlichen Halt besaßen. Die nachfolgenden Untersuchungen sind deshalb in erster Linie dazu bestimmt, diese Lücke auszufüllen. In einem Anhang werden sodann die für die Helobiae geschilderten Verhältnisse mit dem Karpellbau der Polycarpicae, besonders der Ranunculaceae und Ceratophyllaceae, verglichen. — Die Arbeit ist im Botanischen Institut in München unter der stets hilfsbereiten Anleitung von Herrn Professor Dr. W. Troll entstanden, dem ich auch die Anregung dazu verdanke.

Troll hat in seiner Arbeit über die „Morphologie der schildförmigen Blätter“ (49) in dem Kapitel „Morphologie der Fruchtblätter“ die verschiedenen Möglichkeiten der Karpellanlegung in apokarpen Gynaeceen erörtert. Danach werden die Karpelle in weitaus den meisten Fällen schildblattförmig oder peltat angelegt. Das Fruchtblatt zeigt bei seiner ersten Anlage der Karpellhöhlung bereits eine Verschmelzung seiner basalen Spreitenränder zu einem Querwulst, der die freien Karpellränder von dem Blütenvegetationspunkt trennt. Es ist das, wie Troll nachweisen konnte, die Folge der unifazialen Stielanlage, die bedingt, daß die basalen Spreitenränder, anstatt am Stiel herabzulaufen, auf einer transversalen Linie ineinander übergehen. Der Stiel selbst braucht dabei nicht zur sichtbaren Ausbildung zu gelangen. Die Oberaufsicht einer peltaten Karpellanlage stellt demgemäß einen durch die Querzone rings geschlossenen Wall dar mit der Karpellhöhlung in der Mitte. Der Querwulst, der beim Weiterwachsen seine ursprüngliche Richtung beibehält, gestaltet das Karpell zu einem Schildblatt oder besser Schlauchblatt aus; durch frühzeitige „Verwachsungen“ mit der Blütenachse kann, wie das bei manchen Ranunculaceen der Fall ist (vgl. S 328), der Schildblattcharakter frühzeitig verwischt werden, jedoch ist er dann innerhalb der betreffenden Verwandtschaftskreise entwicklungsgeschichtlich stets nachweisbar.

Neben der peltaten Karpellanlegung gibt es auch eine epeltate. Hier zeigen die Karpellformen in keinem Stadium ihrer Entwicklung Schildblattcharakter; die freien Karpellränder greifen als solche stets auf den Vegetationspunkt über, was in der Oberaufsicht in der Hufeisenform der jüngsten Karpellentwicklungsstadien zum Ausdruck kommt. Bei den Helobiae sind nun, wie die nachfolgenden Untersuchungen ergaben, beide Typen der Karpellanlegung und -ausgestaltung vertreten.

Engler (17a, S. 130) teilt die Helobiae in zwei engere Verwandtschaftsgruppen ein: die Alismatineae und die Potamogetonineae. Erstere umfaßt die Familien der Butomaceae, Hydrocharitaceae und Alismataceae. Alle übrigen Familien werden in die Unterreihe der Potamogetonineae zusammengefaßt. Es dürfte aus dem folgenden aber eindeutig hervorgehen, daß davon die beiden Familien der Aponogetonaceae und Juncaginaceae (Scheuchzeriaceae) abzutrennen und als selbständige Unterreihe (Aponogetonineae) zu behandeln sind. Die Unterreihe der Potamogetonineae umfaßt sonach nur die beiden Familien der Potamogetonaceae und Najadaceae, denen sich nach Schumann (42, S. 199) die monotypische Gattung Lilaea als Familie der Lilaeaceae zwanglos angliedern läßt. Wir behandeln also nacheinander:

I. die Alismatineae,
II. die Aponogetonineae und
III. die Potamogetonineae.

I. Alismatineae.

A. Butomaceae.

Zunächst soll diese Familie näher beschrieben werden, weil die Verhältnisse, besonders was die Plazentation betrifft, hier sehr klar liegen, und sie gewissermaßen als Ausgangssituation für spätere Betrachtungen Verwendung finden können.

a) **Butomus umbellatus L.** Schon Buchenau (4, S. 247) gab eine gute und anschauliche Schilderung der ersten Entwicklungsstadien des Gynaeceums von Butomus, wenn er ausführt: „Die drei dem äußeren Wirtel angehörigen Karpelle vor den drei Kanten des ungefähr dreieckig geformten Blütenvegetationspunktes entstehen als kleine freie Vorsprünge, die sich durch die vor ihnen entstehenden Gruben von dem flachen Vegetationspunkt deutlich abheben. Bald darauf treten auch, unter sich gleichzeitig, die Mitten der Seiten des Vegetationspunktes wulstartig hervor, und die Anlegung der beiden Karpellkreise ist beendet.“ Aus diesen Anfängen entwickelt sich das Gynaeceum apokarp weiter. Die spätere basale Verwachsung der Karpelle durch die periphere Berindung von Seiten der Blütenachse ändert, wie Troll (47, S. 2) gezeigt hat, nichts an dem apokarpen Charakter des Gynaeceums.

In einem Aufsichtsbild, das Buchenau seinen Ausführungen beigibt und das in ähnlicher Weise bei Payer sich wiederfindet, zeigen die Karpelle auf einem etwas älteren Stadium deutliche Hufeisenform, d. h. die Karpellränder laufen, statt an der Basis der Anlage miteinander zu verschmelzen, frei auf den Vegetationspunkt aus. Die Karpellanlegung erfolgt also ausgesprochen epeltat. Auch später behalten die Karpelle diesen Charakter bei, sie zeigen auf keinem Stadium ihrer Entwicklung Schlauchform, wenn sich auch ihre Seitenränder später zur Bauchnaht schließen.

Die Samenanlagen entstehen in Vielzahl auf der Innenfläche des Karpells, wobei nur die Bauchnaht, die ihr gegenüberliegende Rückennaht und der Karpellgrund selbst frei bleiben. Die Plazentation erfolgt also laminal; und zwar kann man sie als laminal-lateral bezeichnen, wenn man dabei von der Karpellmediane als Orientierungsebene ausgeht. Plazenten im eigentlichen Sinne sind nicht vorhanden, da ja die Samenanlagen einzeln der Karpelloberseite entspringen. Im ausgewachsenen Fruchtblatt macht die sterile Griffelregion ungefähr die

Hälfte der Karpellänge aus, sodaß also die Samenanlagen ungefähr bis zur halben Höhe der Karpelle reichen. (Vgl. hierzu Fig. 1, I; die Schnittrichtung gibt der Pfeil auf dem Querschnitt Fig. 1, III an.) Der Längsschnitt zeigt ferner, daß die Samenanlagen anatrop der Griffelregion zugewendet sind, eine Tatsache, die bei allen Butomaceae und Hydrocharitaceae anzutreffen ist. Weder auf Quer- noch auf Längsschnitten durch jüngere Anlagen lassen sich Unterschiede im Entwicklungsstadium der Samenanlagen feststellen, es müssen also die Samenanlagen im Karpell gleichzeitig angelegt werden.

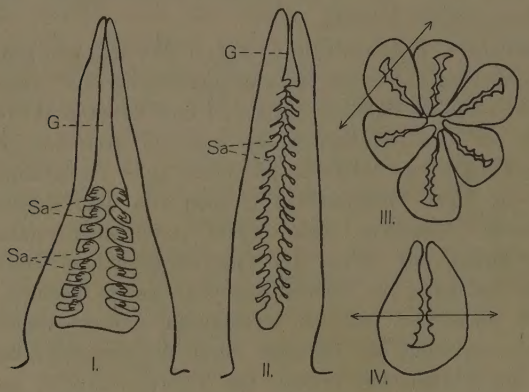

Fig. 1. I: Transversaler Längsschnitt durch ein fertiges Fruchtblatt von Butomus umbellatus. II: Transversaler Längsschnitt durch ein jüngeres Fruchtblatt von Hydrocleis nymphaeoides. III: Querschnitt durch die fertile Region einer jungen Gynaeceumsanlage von Butomus umbellatus. IV: Querschnitt durch ein junges Fruchtblatt von Hydrocleis nymphaeoides. *G* Griffelregion, *Sa* Samenanlage.

b) **Hydrocleis Reichb.** Bei dieser Gattung ist die Entwicklungsgeschichte die gleiche wie bei Butomus. Die Fruchtblätter werden in zwei meist trimeren, seltener viergliedrigen Wirteln hufeisenförmig am Vegetationspunkt angelegt. Von einer ursprünglichen oder auch späteren Verschmelzung der basalen Spreitenränder kann keine Rede sein, sodaß wir es auch hier mit epeltaten Karpellen zu tun haben. Die ebenfalls zahlreichen Samenanlagen finden sich in der gleichen Anordnung, also laminal-lateral inseriert, doch ist die sterile Griffelregion bei Hydrocleis bedeutend kürzer entwickelt, d. h. die Samenanlagen reichen an der Karpellwand weiter in die Höhe (Fig. 1, II).

c) **Limnocharis flava Buch.** Das Gynaeceum dieser Gattung ist bereits eingehend von Troll (48, S. 454) behandelt worden und ich kann daher auf dessen Ausführungen verweisen. Trotzdem scheint hier eine kurze Zusammenfassung der Entwicklungsgeschichte am Platze, da der Bau des Gynaeceums von Limnocharis besonders in seinen frühesten Stadien ein sehr interessantes Vergleichsmoment darstellt für die später

bei den Alismataceen zu besprechenden Gattungen Alisma und Damasonium.

Die 14 bis 20 Karpelle von Limnocharis zeigen ebenfalls epeltate Anlagen und in den Fruchtblättern treffen wir in Vielzahl die laminal-lateral inserierten Samenanlagen an. Jedoch zeigt ein Längsschnitt durch ein junges Gynaeceum (vgl. Troll, 48, Fig. 4 I) ein ungewohntes Bild, da die Karpellspitzen nicht unbeträchtlich tiefer liegen als die Kuppe des Vegetationspunktes. Die Karpelle werden also in diesem Falle weniger auf der Oberseite des Vegetationspunktes — wie es bei Butomus und Hydrocleis der Fall ist — als vielmehr seitlich an ihm angelegt. Karpell und Achse wachsen lange gemeinsam weiter, und erst gegen Ende der Entwicklung stellt die Blütenachse ihr Wachstum ein, sodaß nun ihrerseits die freien Karpellränder, allerdings nur um ein sehr Weniges, die Blütenachse überragen. Alles in allem kommt ein „falsches coenocarpes Gynaeceum" zustande, dessen Karpelle nicht unter sich, sondern bloß durch das Gewebe der Blütenachse miteinander vereinigt sind. Die freien Karpellränder werden direkt zur Bildung der Narben verwendet, deren eigentümlich geschlitzte Form sich nach Troll vollkommen aus den Wachstumsverhältnissen erklären läßt, nämlich aus der Tatsache, daß die Karpellspitzen selbst unter dem Achselscheitel bleiben.

B. Hydrocharitaceae.

Auch diese Familie ist in ihren Karpellverhältnissen eingehend von Troll (47, S. 1) beschrieben worden. So hat genannter Autor klargelegt, daß der abweichende Bau des Hydrocharitaceengynaeceums lediglich eine Modifikation der Verhältnisse bei den Butomaceen darstellt. Man kann sich den unterständigen Fruchtknoten der Hydrocharitaceen dadurch entstanden denken, daß die periphere Achsenberindung der basalen Zone bei Butomus sich über die ganze Karpellhöhe ausdehnt — mit Ausnahme der Narbenregion — und dadurch in die Blütenachse becherartig eingesenkt, also unterständig wird. Die Karpelle sind wie bei Limnocharis lediglich durch das Achsengewebe verbunden, nicht aber von vornherein unter sich verwachsen angelegt. Wir haben also wie bei Limnocharis ein falsches coenocarpes Gynaeceum vor uns nur mit dem Unterschied, daß bei den Hydrocharitaceen das verbindende Achsengewebe peripher liegt und die Fruchtblätter im Zentrum frei sind, bei Limnocharis dagegen umgekehrt das verbindende Achsengewebe im Zentrum liegt und die Fruchtblätter peripher frei sind.

Was nun die Art der Karpellanlegung betrifft, so finden sich in der schon erwähnten Arbeit von Troll Oberansichten von Hydrocharis

morsus ranae, Stratiotes aloides und von Enhalus acoroides. Aus diesen Abbildungen geht deutlich hervor, daß es sich auch bei den Hydrocharitaceen um hufeisenförmige, d. h. epeltate Karpellanlagen handelt. Ferner hat Troll die Plazentationsverhältnisse geklärt und den Irrtum früherer Autoren, als lägen „gespaltene parietale Plazenten" vor, berichtigt. Plazenten im eigentlichen Sinne gibt es bei den Hydrocharitaceen so wenig wie bei den Butomaceen; auch hier entspringen die Samenanlagen einzeln auf der Karpelloberseite, und die „gespaltenen Plazenten" von Ottelia, Enhalus, Stratiotes, Vallisneria u. a. sind nichts anderes als die in die Fruchtknotenhöhle vorspringenden Spreitenflügel benachbarter Fruchtblätter. Die Karpellspreiten sind nämlich hier unter sich frei, wenigstens was die fertile Karpellzone anlangt. Nach der Basis zu sind sie verbunden durch das periphere Achsengewebe, das in dieser Region zwischen die benachbarten Karpellspreiten vorgreift.

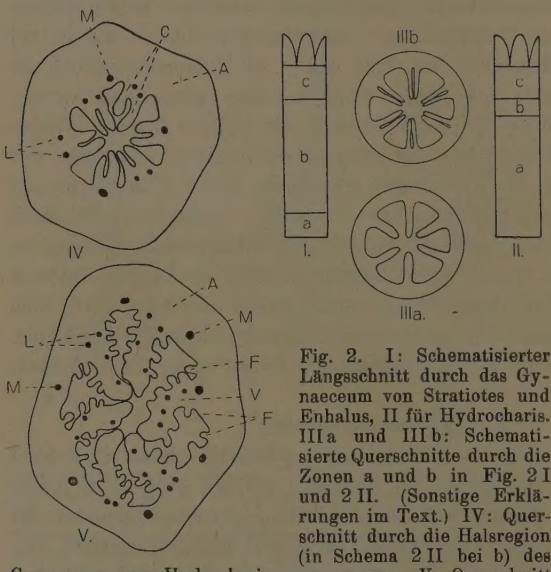

Fig. 2. I: Schematisierter Längsschnitt durch das Gynaeceum von Stratiotes und Enhalus, II für Hydrocharis. IIIa und IIIb: Schematisierte Querschnitte durch die Zonen a und b in Fig. 2 I und 2 II. (Sonstige Erklärungen im Text.) IV: Querschnitt durch die Halsregion (in Schema 2 II bei b) des Gynaeceums von Hydrocharis morsus ranae. V: Querschnitt durch die fertile Region in Schema 2 II bei a. *A* Blütenachse, *C* Karpellspreite, *V* verschmolzene Karpellspreiten benachbarter Fruchtblätter (ungeteilte Plazenten), *M* Mediannerv, *L* Leitbündel, *F* Funikulus (angeschnitten). Leitbündel in IV und V schwarz.

Stellt man sich nun vor, daß dieses zwischen die Karpellspreiten vortretende und sie verbindende Achsengewebe nicht auf die basale sterile Zone des Gynaeceums beschränkt bleibt, sondern sich auch über den Abschnitt des Fruchtknotens erstreckt, der die Samenanlagen trägt, so kommt man nach Troll (47, S. 17f.) zu den „ungeteilten Plazenten", wie sie z. B. bei Hydrocharis anzutreffen sind, wo also die benachbarten Karpellspreiten als untereinander verbunden in die Fruchtknoten-

höhlung vorragen (Fig. 2, V). Man kann sich die hier vorliegenden Verhältnisse am besten an einem Schema klar machen. Fig. 2, I versinnbildlicht den vertikalen Aufbau des Gynaeceums etwa von Stratiotes oder Enhalus. Wir können darin eine schmale, basale Region (a) unterscheiden, in der die Karpelle steril und ihre Ränder in der schon geschilderten und aus dem schematisierten Querschnitt Fig. 2, IIIa ersichtlichen Weise miteinander verbunden sind. Darüber folgt die längere fertile Region (b) mit dem schematisierten Querschnittsbild Fig. 2, IIIb (die Samenanlagen sind darin weggeblieben), die Griffelzone (c) und die Narbenregion (d). Bei Hydrocharis (Schema, Fig. 2, II) nun ist das Größenverhältnis der einzelnen Zonen ein anderes. Statt Zone b ist Zone a verlängert, in der hier auch die Samenanlagen gebildet werden, wohingegen b steril ist und sich auf einer Querschnittserie als sehr schmale, zwischen Griffelregion und fertilem Abschnitt gelegene Zone nachweisen läßt (Fig. 2, IV). An dem Querschnitt Fig. 2, V, der durch die fertile Region des Gynaeceums von Hydrocharis morsus ranae geführt ist, kann man sich auch an Hand der Leitbündelverteilung sehr gut über den Bau des Gynaeceums orientieren. Zu beiden Seiten des größeren Leitbündels M, das dem Mediannerv eines einzelnen Karpells entspricht, liegen an der Basis der verschmolzenen Spreitenflügel je zwei Leitbündel L, die je einem der beiden Spreitenflügel angehören. Auch an den gegeneinander verschobenen Leitbündeln in den „ungeteilten Plazenten" kann man deutlich unterscheiden, zu welchem der beiden Spreitenflügel das betreffende Leitbündel gehört, so daß man sich auf Grund der Bündelanordnung die ursprünglich selbständigen Karpellflügel sehr schön ergänzen kann.

Was die Stellung der Samenanlagen anlangt, so finden sich bei den Hydrocharitaceen die gleichen Verhältnisse wie bei den Butomaceen, also laminal-laterale Plazentation. Auch hier bleiben Karpellmittellinie und Spreitenränder stets von Samenanlagen frei. Der Querschnitt durch das Gynaeceum von Hydrocharis (Fig. 2, V) oder Ottelia (vgl. Troll, Fig. 7, I) zeigt hinsichtlich der Plazentationsverhältnisse das gleiche Bild wie bei Butomus und Hydrocleis, nur mit dem Unterschied, daß die große Zahl der Samenanlagen, wie wir sie bei den Butomaceen antreffen, bei den Hydrocharitaceen reduziert ist zugunsten ihrer Größe. Das fällt bei Ottelia und Hydrocharis noch nicht so sehr ins Auge, dagegen haben wir in Stratiotes und Enhalus und auch in Vallisneria Formen, wo im Fruchtblatt zu beiden Seiten der Mittellinie nur noch je eine Reihe von Samenanlagen vorhanden ist, die aber in Korrelation hierzu eine beträchtliche Größe

aufweisen und miteinander alternieren. Das zeigen die Tangentialschnitte durch das Gynaeceum von Enhalus acoroides und von Stratiodes aloides in Fig. 3, I und III, wo jeweils die Höhlen von zwei bzw. drei benachbarten Karpellen angeschnitten sind. Auf einem Querschnitt durch das Gynaeceum von Enhalus acoroides (Fig. 3, II) ist in

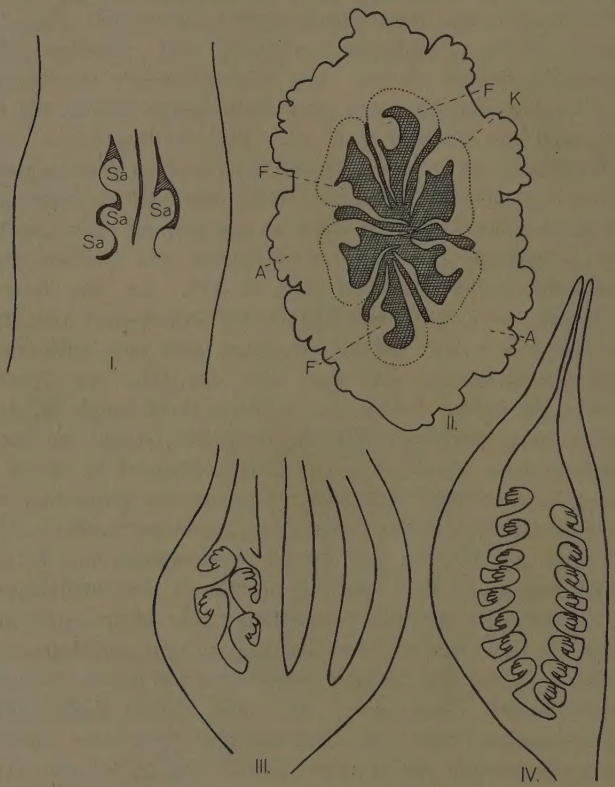

Fig. 3. I: Tangentialschnitt durch ein junges Gynaeceum von Enhalus acoroides (2 Karpelle angeschnitten). II: Querschnitt durch die fertile Region des Gynaeceums von Enhalus acoroides. III und IV: Tangentialschnitte durch das Gynaeceum von Stratiotes aloides. III: Jünger, Samenanlagen noch deutlich alternierend. IV: Älter, Alternanz bereits verwischt. Bezeichnungen wie in Fig. 2.

jedem Karpell nur eine Samenanlage getroffen, da die zweite dazugehörige tiefer oder höher steht und auf einem dünnen Schnitt nicht getroffen sein kann. Mit dem späteren Wachstum verwischt sich die Alternanz der Samenanlagen allmählich, sodaß sie auf einem Tangentialschnitt nicht mehr hervortritt (Fig. 3, IV).

Kurz zusammenfassend ist zu sagen, daß sich die Hydrocharitaceae in ihrem Karpellbau eng an die Butamaceen anschließen lassen. Das Gleiche gilt auch für die Plazentationsverhältnisse, nur treten die Samenanlagen in stark reduzierter Zahl auf.

C. Alismataceae.

Es ist zunächst vorauszuschicken, daß in dieser Familie die Plazentationsverhältnisse nicht so leicht zu überblicken sind, wie es bei den anderen Familien der Fall war. Diese Tatsache ist auch der Anlaß, daß darüber in der Literatur meist ungenaue, teilweise geradezu unrichtige Angaben zu finden sind. Auf Grund derselben könnte es sogar zweifelhaft erscheinen, die Alismataceen in die gleiche Verwandtschaftsgruppe mit den Butomaceen und Hydrocharitaceen zu stellen. Vergleichende Betrachtungen jedoch werden beweisen, daß es sich bei den Alismataceen lediglich um einen abgewandelten, nicht aber um einen von den Butomaceen grundsätzlich verschiedenen Typus handelt; somit wird auch die Stellung der Alismataceen und Butomaceen in eine gemeinsame Verwandtschaftsgruppe vom Standpunkt der Plazentation vollkommen gerechtfertigt sein. Das Gleiche gilt auch für den Karpellbau selbst.

Das Gynaeceum der Alismataceen weist zwei Ausbildungsformen auf, die ihr Analagon bei den Ranunculaceen haben. Bei diesen treten die Fruchtblätter entweder in großer Zahl und spiraliger Anordnung an der konisch verlängerten oder kugelförmig verbreiterten Blütenachse auf (Myosurus, Ranunculus, Anemone) oder in geringerer Zahl in der Peripherie des abgeflachten Achsenendes (Helleborus, Aquilegia, Delphinium). Dem ersteren Verhalten entsprechen unter den Alismataceen die Gattungen Echinodorus und Sagittaria, dem letzteren Elisma, Alisma und Damasonium, wo aber unter allen Umständen die Karpelle wirtelig angeordnet sind.

Ich beginne in der Karpellbetrachtung mit der Gattung Echinodorus und Sagittaria, weil hier die Verhältnisse, besonders der Plazentationsmodus, am klarsten zu übersehen sind.

a) **Echinodorus macrophyllus Micheli.** In der hermaphroditen Blüte finden sich an der stark verlängerten Blütenachse in Vielzahl die freien Karpelle spiralig inseriert. Ein axiler Längsschnitt durch die sehr junge Gynaeceumsanlage (Fig. 4, II) zeigt, daß die Karpelle in akropetaler Reihenfolge an der Blütenachse auftreten; auf diesem Stadium ist von einer Karpellhöhlung noch nichts zu sehen, also über die Art der Karpellanlage noch nichts auszusagen. Der Tangen-

tialschnitt (Fig. 4, I) aber, der eine Oberansicht vermittelt, gibt bereits Aufschluß: Wir sehen die Hufeisengestalt der einzelnen Fruchtblätter als Beweis für die epeltate Anlage derselben. Im Verlauf

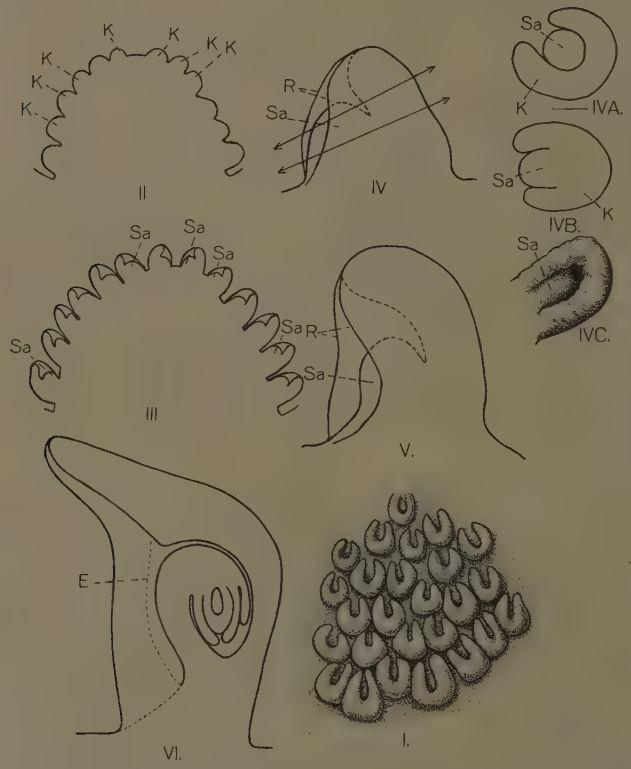

Fig. 4. Entwicklung des Gynaeceums und des Einzelkarpells von Echinodorus macrophyllus. I: Tangentialschnitt durch das Gynaeceum (Oberansicht). II und III: Mediane Längsschnitte, II durch eine sehr junge Gynaeceumsanlage, III durch eine ältere. IV und V: Einzelkarpelle, durchsichtig gemacht (innere Konturen unterbrochen gezeichnet). IV A: Querschnitt durch das Echinodorus-Karpell in der Region A in IV geführt. IV B: Das Gleiche in der Region B in IV geführt. IV C: Junges Fruchtblatt in Vorderansicht (Karpellränder noch nicht geschlossen). VI: Medianer Längsschnitt durch das fertige Fruchtblatt. *K* Karpell, *R* Karpellrand, *E* eingeschlagener Karpellrand, *Sa* Samenanlage.

der späteren Entwicklung ändert sich daran nichts, denn die Karpellränder, die später zur Bauchnaht verwachsen, sind stets von der Karpellspitze bis zur Blütenachse zu verfolgen, auf der sie frei endigen (Fig. 4, IV und V).

Die Samenanlagen treten am Karpell in Einzahl auf und nehmen die ganze Fruchtblatthöhlung ein. Über ihre Stellung finden sich in der Literatur, wie schon angedeutet, nur ungenaue Angaben. So heißt es bei Kunth (29, S. 156) lediglich: „ovolum basi loculi affixum“ und Buchenau sagt in seiner Bearbeitung der Alismataceae in Englers Pflanzenreich (7b, S. 5) sogar, daß sich die Butomaceen von den Alismataceen scharf durch ihre Plazentation unterscheiden. Auch an anderer Stelle (5, S. 21) ist Buchenau nicht viel klarer, wenn er schreibt: „Die Samenanlagen von Echinodorus und Sagittaria entspringen als Axillärknospen dem inneren unteren Fruchtknotenfach.“ Aus seinen Ausführungen geht zum mindest hervor, daß er an keinen Zusammenhang zwischen Butomaceen und Alismataceen gedacht hat; das kann man auch einer späteren Bemerkung bei der Beschreibung der Butomaceen entnehmen (4, S. 243). Er sagt: „Gewiß ist es von Interesse einen Fall der Entstehung der Samenanlagen auf der inneren Fläche des Karpells zweifellos konstantiert zu haben.“ Entschieden näher kommt Micheli den tatsächlichen Verhältnissen in seiner Beschreibung der Alismataceen (32, S. 16). Es heißt dort: „Les ovules apparaissent assez tard sous la forme d'une saillie, placées lateralement vers le milieu de la face“. Micheli hat jedenfalls die laminale Stellung der Samenanlagen bereits erkannt. Wollte man sich aber nach seinen Angaben ein Bild von den Plazentationsverhältnissen machen, so würde es auch keineswegs bestimmt, zumal Zeichnungen von ihm selbst fehlen. Nach all den angeführten Literaturstellen besteht kaum ein Zweifel, daß keiner der Autoren an einen direkten Zusammenhang zwischen den Plazentationsverhältnissen der Butomaceen und Alismataceen gedacht hat. Dieser ist aber, worauf bereits Troll (49, S. 304) hingewiesen hat, durchaus vorhanden, was sich gerade am Beispiel von Echinodorus deutlich nachweisen läßt. Wie die jungen Entwicklungsstadien der Fig. 4 erkennen lassen, entspringt die einzige Samenanlage auf der Fläche der Karpelloberseite, und zwar an der Basis derselben, was eine oberfläche Ähnlichkeit mit dem Plazentationsmodus gewisser Ranunculaceen, z. B. von Ranunculus, hervorruft (vgl. den Anhang). Bei diesen haben wir nach Troll (49, S. 304) Verhältnisse, die sich von marginal-medianer Plazentation ableiten. Eine solche ist bei Echinodorus nicht möglich, da ein Querwulst an den epeltaten Karpellen nicht vorhanden ist. Die Samenanlage kann also nur laminal stehen, und zwar ist sie wie Fig. 4, IV und die zugehörigen Querschnitte bei A und B zeigen, genau in der Karpellmitte inseriert. Wir haben also laminal mediane Plazentation vor uns.

An älteren Fruchtblättern von Echinodorus haben sich die Karpellränder zur Bauchnaht geschlossen. Der obere Teil des Karpells streckt sich nicht unbeträchtlich und ergibt die Griffelregion, die nach der Spitze zu in die zwei schmalen papillösen Narbenlappen ausläuft. Gleichzeitig ist die Karpellhöhlung durch das verstärkte Wachstum der Karpellrückenseite tiefer geworden; in dieser Höhlung steht die fertige Samenlage anatrop nach dem Fruchtblattinneren gewendet. Sie besitzt zwei Integumente, von denen wie gewöhnlich nur das innere vollständig ausgebildet wird (vgl. die Verhältnisse bei den Potamogetonaceae S. 306). Nachdem die Samenanlage befruchtungsreif geworden ist, lassen sich allerdings keine genauen Angaben mehr über ihre Stellung im Karpell machen, da nun ihr Zusammenhang mit dem Fruchtblatt selbst nicht mehr deutlich wahrzunehmen ist (Fig. 4, VI).

b) **Sagittaria L.** Hier treffen wir im Karpellbau und in der Plazentation genau dieselben Verhältnisse an wie bei Echinodorus. Die Sagittariablüte ist im Gegensatz zu Echinodorus und allen anderen Alismataceen diklin. Die weiblichen Blüten sind aus Zwitterblüten durch Reduktion der Staubblattkreise hervorgegangen, von denen aber keine Rudimente — etwa in Gestalt von Staminodien — vorhanden sind; dagegen finden sich in den männlichen Blüten reduzierte Karpelle, über deren Anordnung und Bau noch Näheres zu sagen sein wird.

Die weibliche Blüte von Sagittaria platyphylla Sm. oder S. lancifolia L. trägt, wie schon erwähnt, auf einer im Vergleich zu Echinodorus stark gestauchten Blütenachse ebenfalls in offenbar spiraliger Anordnung zahlreiche, eng gedrängt stehende freie Fruchtblätter. Die Anlage derselben in akropetaler Reihenfolge tritt hier noch deutlicher zutage als bei Echinodorus (vgl. Fig. 5, I und II, Längsschnitt durch ein Gynaeceum). Ein Medianschnitt durch ein Einzelkarpell (Fig. 5, III) zeigt völlige Übereinstimmung mit Echinodorus zunächst im Karpellbau: es sind die freien Karpellränder bis auf die Blütenachse zu verfolgen, auf die sie frei übertreten — ein Beweis für die ebenfalls epeltate Karpellanlage. Die einzige Samenanlage ist laminal-median inseriert; auch die spätere Karpellausgestaltung gleicht genau der von Echinodorus, sodaß man ein losgelöstes Sagittariafruchtblatt kaum von einem solchen von Echinodorus unterscheiden kann.

Die rudimentären Karpelle der männlichen Sagittaria-Blüte werden erst angelegt, wenn deren Antheren schon fast vollständig ausgebildet sind. Dann entstehen am Rande des noch restlichen Vegetationspunktes an verschiedenen Stellen die ersten Karpellanlagen. Ihre Bildung schreitet nach dem Zentrum des Vegetationspunktes, also eben-

falls akropetal fort. Die weitere Karpellausgestaltung verläuft zunächst analog der eines normalen Fruchtblattes der weiblichen Blüte. Es wird also im epeltaten Karpell schon frühzeitig eine Samenanlage in laminal-medianer Stellung gebildet, die aber nach der Anlegung zweier Integumente in ihrem Wachstum stehen bleibt, auch ihre Wendung nach dem Fruchtblattinneren nicht vollständig ausführt, sondern nur halbumgewendet

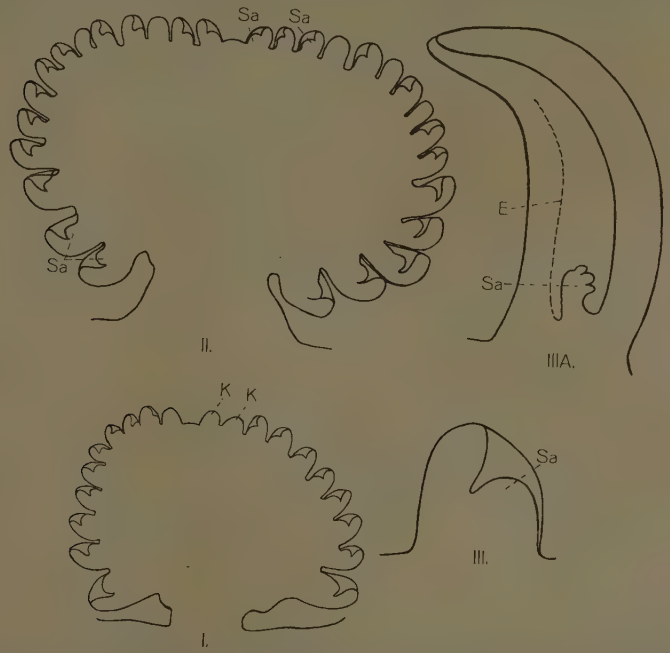

Fig. 5. I, II: Entwicklung des Gynaeceums von Sagittaria lancifolia. I medianer Längsschnitt durch eine junge Gynaeceumsanlage, II das gleiche für eine ältere Anlage. III: Medianer Längsschnitt durch ein junges Einzelkarpell der weiblichen Blüte. III a: Medianer Längsschnitt durch ein reduziertes Karpell der fertigen männlichen Blüte. Bezeichnungen wie in Fig. 4.

im Karpell steht. Natürlich unterbleibt auch die Narbenbildung, wie überhaupt die Fruchtblätter in ihrer Größe so sehr zurück sind, daß sie von den Staubblättern vollkommen verdeckt werden (Fig. 5, III A).

Bei der Besprechung der Gattungen Elisma, Alisma und Damasonium sei von Elisma ausgegangen, obwohl diese Gattung wegen der Einsamigkeit ihrer Karpelle Damasonium gegenüber, deren Arten — mit Ausnahme von Damasonium californicum — mehr als eine Samenanlage besitzen, als abgeleitet erscheint. Jedoch ist

der Bau des Gynaeceums einfacher und damit zusammenhängend auch die Plazentation leichter zu übersehen als bei Damasonium; bei Damasonium und Alisma Plantago dagegen spielt die Achsenbeteiligung am Aufbau des Gynaeceums eine große Rolle und schafft Verhältnisse, die nicht ganz einfach zu überblicken sind und daher vielfach zu Mißverständnissen Anlaß gegeben haben.

c) **Elisma natans Buch.** Der Vegetationspunkt ist in Vergleich zu Sagittaria bedeutend abgeflacht und gleichzeitig gewahren wir statt

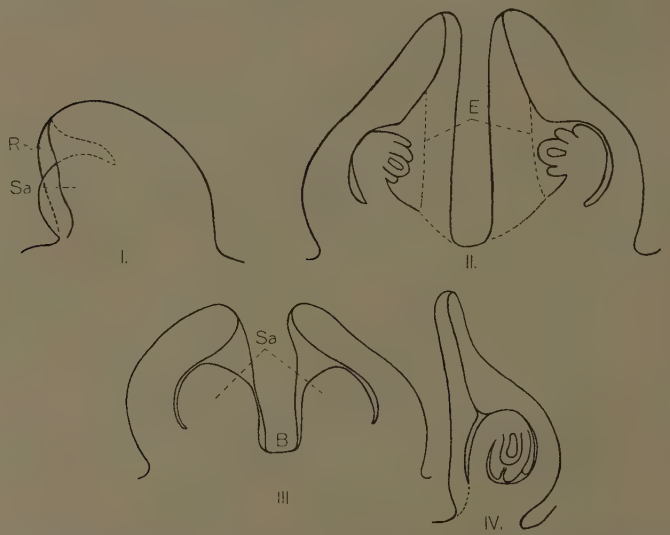

Fig. 6. Karpellentwicklung von Elisma natans (I, II) und Alisma ranunculoides (III, IV). I: Durchsichtig gemachtes Karpell (innere Konturen unterbrochen gezeichnet). II—IV: Mediane Längsschnitte. Zeichenerklärung: *B* Blütenscheitel. Sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 4.

der spiraligen Anordnung der freien Fruchtblätter eine wirtelige, wobei aber die Zahl der Wirtelglieder nicht streng fixiert ist, sondern zwischen 6 und 14 schwankt. Fruchtblattbau und Plazentation dieser Art stimmen mit der von Echinodorus und Sagittaria überein (Fig. 6, I und II). Die Karpelle sind epeltat und tragen eine laminal-median inserierte Samenanlage, die ebenfalls nur ihr inneres Integument vollständig ausbildet. Abweichend von den übrigen Formen steht dieselbe aber nicht anatrop nach dem Fruchtblattinneren, sondern nach der Bauchnaht zu gewendet; diese Art der Krümmung hat bereits Buchenau beobachtet

und als epitrop bezeichnet[1]). In der Griffel- und Narbengestaltung stimmt Elisma mit den besprochenen Gattungen überein.

d) **Alisma L.** Ausgegangen sei von Alisma ranunculoides L., einer Art, die in der Entwicklungsgeschichte ihrer Karpelle sich eng an Elisma anschließt. Die Karpelle werden ebenfalls wirtelig in nicht bestimmter Zahl hufeisenförmig, d. h. epeltat am Vegetationspunkt angelegt. Ein Längsschnitt durch ein junges Gynaeceum (Fig. 6, III) zeigt die gleiche Karpellform wie bei Elisma und dieselbe Stellung der einzigen Samenanlage. Auch der Bau des fertigen Gynaeceums weist weitgehende Übereinstimmung mit Elisma auf, die Samenanlage wendet sich aber nicht wie dort anatrop der Bauchnaht zu, sondern wie bei Echinodorus, Sagittaria und allen anderen einsamigen Alismataceen anatrop nach dem Fruchtblattinneren.

Was Alisma Plantago L. anlangt, so kann ich zunächst auf Buchenaus Angaben über die ersten Stadien der Karpellentwicklung verweisen (4, S. 243): „Nach der Anlage der Staubgefäße grenzt sich die zentrale Achse stärker ab und nimmt die Form eines dreieckigen Kissens an. Bald zeigt sich dann am Rande ein Kranz von wulstartigen Hervorragungen, die der Achse zuerst ein gekerbtes Aussehen geben. Indem sich diese Höcker vergrößern, grenzen sie sich stärker gegen die Achse ab, vor jedem von ihnen entsteht ein kleines Grübchen. Diese Hervorragungen sind die Anlagen der Fruchtblätter, die Vertiefungen die der Höhle.“ Soweit Buchenau. Aus seiner Beschreibung geht hervor, daß die Karpelle in einem Kreise, also wirtelig angelegt werden; allerdings ist auch hier die Zahl der Wirtelglieder so wenig fixiert wie bei Elisma natans und Alisma ranunculoides, sie schwankt zwischen 15 und 24, wobei mir die Zahl 18 als die weitaus häufigste begegnete. Aus Buchenaus Ausführungen kann man ferner auf die epeltate Karpellanlegung schließen; denn er sagt ganz deutlich, daß die Vertiefung vor dem Fruchtblatt entsteht; das wird auch aus einer Karpelloberansicht klar, die die Hufeisenform der Fruchtblätter zeigt. Betrachtet man einen Medianschnitt durch ein Gynaeceum, bei welchem die Karpellhöhlungen eben angelegt sind, so zeigt sich im Gesamtbild keine Ähnlichkeit mit Alisma ranunculoides, wohl aber weitgehende Übereinstimmung mit einem Längsschnitt durch das junge Gynaeceum von Limnocharis; wie bei diesem haben wir bei Alisma Plantago eine starke Beteiligung der Blütenachse am Aufbau des Gymnaceums zu verzeichnen (vgl. Fig. 7, I). Jedoch liegt hier die

1) Ein Ausdruck, der besser zu vermeiden ist, da er sehr vielseitig verwendet wird (vgl. Pax: Allgemeine Morphologie der Pflanzen, S. 217).

Karpellspitze A von vornherein in ungefähr gleicher Höhe mit dem Gipfel des Vegetationspunktes, während bei Limnocharis bereits hervorgehoben wurde, daß die Karpellspitze anfangs nicht unbeträchtlich tief unter dem Blütenscheitel zu finden ist (vgl. Troll, 48, S. 456).

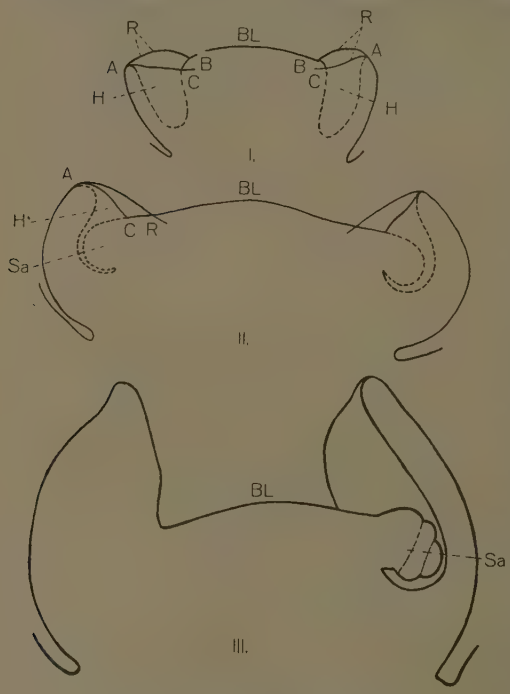

Fig. 7. Entwicklung des Gynaeceums von Alisma Plantago. Mediane Längsschnitte. In I und II sind die beiden Karpelle nicht angeschnitten, durchsichtig gemacht (innere Konturen unterbrochen gezeichnet) in I Samenanlagen noch nicht sichtbar, in II Samenanlagen bereits angelegt, in III Samenanlagen bereits differenziert. Bezeichnung wie in Fig. 4.

Die spätere Karpellentwicklung verläuft nun bei Alisma Plantago anders als bei Limnocharis, weshalb auch gegen Schluß der Entwicklung kaum mehr eine Ähnlichkeit zwischen den beiden Arten festzustellen ist. Während nämlich bei Limnocharis das zentrale Achsengewebe mit dem Karpellwachstum fast bis zuletzt Schritt hält, somit im fertigen Zustand die freien Karpellränder nur wenig den Scheitel der Blütenachse überragen, stellt bei Alisma Plantago die Achse schon sehr zeitig ihr Wachstum ein, sodaß die freien Karpellspitzen bald den Blütenscheitel überholt haben. Das erkennt man bereits aus einem verhältnismäßig jungen Stadium (Fig. 7, II), wo sich also die freien Karpellränder AB und AC im Vergleich zu Fig. 7, I bereits selbständig gestreckt haben; denn auf Fig. 7, I liegen die freien Ränder AB und AC noch fast in gleicher Höhe mit dem Scheitel des Vegetationspunktes. Noch deutlicher zeigt sich der Unterschied mit fortschreitendem Wachstum (Fig. 7, III), die Ähnlichkeit mit Limnocharis ist hier schon weitgehend verwischt. Was die sonstige Karpellausgestaltung, wie Griffel- und Narbenausbildung betrifft, so

haben wir mit den schon beschriebenen Alismataceen übereinstimmende Verhältnisse.

Daß dasselbe auch für die Plazentation gilt, ist nicht ohne weiteres zu erkennen; vielmehr erweckt die Stellung der Samenanlage den Eindruck, als sproßte sie direkt aus der Blütenachse ohne Vermittlung des Karpells hervor, es scheinen hier also die Beziehungen der Samenanlage zum Karpell stark gelockert zu sein. Hierbei handelt es sich aber lediglich um eine durch das starke Hervortreten der Blütenachse

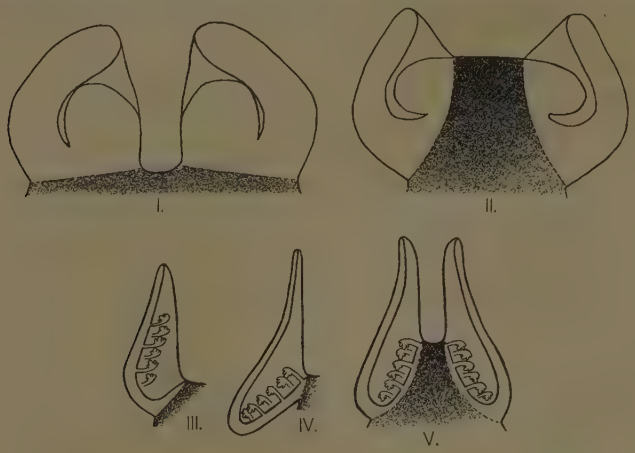

Fig. 8. I: Schematisierter Längsschnitt durch das Gynaeceum von Alisma ranunculoides. II: Das gleiche für das Gynaeceum von Alisma Plantago. III: Das gleiche für das Gynaeceum von Stratiotes oder Enhalus (periphere Achsenberindung entfernt). V: Das gleiche für das Gynaeceum von Damasonium polypsermum. IV: Hypothetische Zwischenform. Achsengewebe getönt.

veranlaßte Modifikation der Verhältnisse, die wir bei Elisma natans und Alisma ranunculoides antrafen. Zur Erläuterung mögen die Schemata der Fig. 8 dienen.

Fig. 8, I entspricht dem Verhalten bei Alisma ranunculoides (vgl. Fig. 6, III). Hier tritt die Achse gegenüber dem Karpell ganz zurück. Die Insertionslinien der Karpelle (unterbrochen gezeichnet) verlaufen annähernd horizontal. Bei Alisma Plantago nun bildet die Achse durch ihr starkes Hervortreten über dem Androeceum einen stumpfen Kegel; die Folge davon ist, daß die Insertionslinien der Fruchtblätter im Gegensatz zu Alisma ranunculoides schräg orientiert sind, es ergibt sich das schematische Bild Fig. 8, II. Die Samenanlagen, die aus der Achse zu entspringen scheinen, gehören also den Karpellen

selbst an; wir haben es mit ebenfalls laminal-medianer Stellung derselben zu tun, nur mit dem Unterschied, daß hier durch die Achsenbeteiligung am Gynaeceumsaufbau die Samenanlagen im Bereich der Achse zu finden sind.

Diese an und für sich einfachen Verhältnisse finden in der Literatur nirgends ihre eindeutige Erklärung. Buchenau (4, S. 244) deutet die Samenanlage sogar als Axillärknospe des Karpells. Auch seine durch Zeichnungen erläuterten Beobachtungen bedürfen der Korrektur. So habe ich bei meinen Untersuchungen auf keinem Schnitt gefunden, daß die junge Samenanlage, die in Wirklichkeit den ganzen, unterhalb des Blütenscheitels gelegenen Teil der Fruchtknotenhöhlung ausfüllt, in den von Karpellgrund und Achse gebildeten Winkel verschoben ist, wie es Buchenau darstellt. Vielmehr bildet sie die direkte Verlängerung des Blütenscheitels, der wie auf Fig. 7, II zu sehen ist, ziemlich weit in das Karpellumen vorspringt. Noch deutlicher wird das auf dem älteren Stadium Fig. 7, III, wo die Samenanlage sich bereits absetzt, indem sie sich in Funikulus und Integumente zu differenzieren beginnt (vgl. hierzu auch das Schema Fig. 8, II). Im Verlauf des späteren Wachstums richtet sich dann die Samenanlage auf und wendet sich anatrop dem Fruchtblattinneren zu. Das Bild, das Buchenau von dem fertigen Karpell gibt, stimmt wieder mit den tatsächlichen Verhältnissen überein; die Samenanlage steht nun mit dem Scheitel der Blütenachse auf ungefähr gleicher Höhe, da die Karpellhöhlung durch das verstärkte Breitenwachstum des Fruchtblattes gewissermaßen mit in die Breite gezogen, d. i. verflacht wurde.

e) **Damasonium Juss.** Diese Gattung ist das weitaus interessanteste Glied in der Familie der Alismataceae. Außer einer sehr eigenartigen, von allen anderen Alismataceen abweichenden Fruchtbildung ist sie dadurch ausgezeichnet, daß besonders bei D. polyspermum Cosson die Samenanlagen in Mehrzahl an den Karpellen auftreten. Nur für D. californicum Torr., eine reduzierte Form, die den Übergang zu den übrigen Alismataceen vermittelt, wird von Torrey (zit. nach Buchenau 6a, S. 20 und S. 21) eine einzige Samenanlage angegeben, so daß man die Pflanze auch zu Alisma gezogen hat. Sie stimmt aber in der Fruchtbildung und anderen Merkmalen so vollkommen mit den übrigen Damasonium-Arten überein, daß sie unbedingt diesem Genus zuzuzählen ist. Wir haben dann in dieser Gattung eine Reduktionsreihe vor uns, die mit D. polyspermum Cosson beginnt, über D. alisma Mill. zu D. californicum Torr. führt und die Zusammenhänge zwischen den Butomaceen, Hydrocharitaceen und

den Alismataceen an einem parallelen Beispiel in lehrreicher Weise demonstriert.

Mit den Verhältnissen bei Alisma Plantago stimmt der Plazentationsmodus der Damasonium-Arten darin überein, daß die Samenanlagen nicht an den freien Teilen der Karpelle inseriert sind, sondern an dem zentralen columellaartigen Gewebekörper entspringen, dem die Karpelle peripher ansitzen. Fig. 9, IV a und b zeigt dies auf Längsschnitten durch das Gynaeceum von D. polyspermum. Ich traf bei dieser Art regelmäßig sechs Samenanlagen an, die in zwei Reihen angeordnet sind

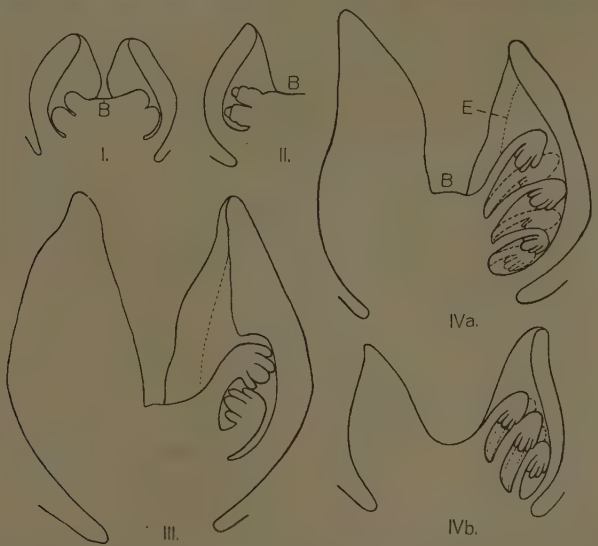

Fig. 9. Entwicklung des Gynaeceums von Damasonium alisma (= D. stellatum) (I—III) und Damasonium polyspermum (IV a, IV b). Mediane Längsschnitte (in IV a und IV b sind die Samenanlagen der hinteren Reihe unterbrochen gezeichnet). *E* eingeschlagener Karpellrand, *B* Blütenscheitel.

und miteinander alternieren. Das ist besonders deutlich auf jüngeren Stadien zu sehen, kommt aber auch später (Fig. 9, IV a, IV b) noch deutlich zum Ausdruck. Buchenau (7 a, S. 20) spricht von „semina numerosa“ und bildet den Längsschnitt durch eine unreife Frucht ab, wo man in den Karpellen bis zu 18 Samenanlagen zählen kann. Die Richtigkeit dieser Angabe und Zeichnung möchte ich dahingestellt sein lassen.

Was die Richtung der Samenanlagen anlangt, so ist zu betonen, daß sie abweichend von der bei den Hydrocharitaceen beobachteten

Orientierung mit der Mikropyle nach der Basis des Karpells gewendet sind. Darauf wird unten zurückzukommen sein.

Für D. alisma gibt Buchenau (5, S. 26) an: „Im Grunde des Pistills finden sich zwei Samenanlagen, welche nicht nebeneinander, sondern in einer Medianebene voreinander gestellt sind." Diese Beschreibung ist, wie die Längsschnitte Fig. 9, I und II zeigen, insofern nicht richtig, als die Samenanlagen nicht etwa im Grunde des Karpells und nebeneinander, sondern an der der Achse zugekehrten Fläche der Karpellhöhlung übereinander angeordnet sind. Man bekommt dieses Stellungsverhältnis, wenn man sich vorstellt, daß von den sechs Samenanlagen bei D. polyspermum nur die beiden obersten oder untersten zur Ausbildung gelangen und nach der Mediane hin zusammengerückt sind[1]).

Interessant ist die Orientierung der beiden Samenanlagen von D. alisma. Schon auf dem Stadium Fig. 9, II ist zu erkennen, daß sich die Samenanlagen aufeinander zukrümmen dergestalt, daß die obere anatrop nach dem Fruchtblattinnern sich wenden wird, die untere dagegen nach der Bauchnaht zu. Das ist auf dem älteren Stadium Fig. 9, III noch deutlicher geworden. So stellt, wie schon Buchenau bemerkt, diese zweisamige Damasonium-Art eine sehr merkwürdige Kombination der Plazentationsverhältnisse von Elisma natans und Alisma Plantago dar und damit ein Bindeglied zwischen diesen beiden Formen; denn, stellt man sich vor, daß in einem Falle die obere Samenanlage reduziert wird, so haben wir Verhältnisse wie bei Elisma natans; fällt dagegen die untere Samenanlage aus, so ergibt sich das Karpellbild von Alisma bzw. von Damasonium californicum.

Wie aus den Längsschnitten der Fig. 9 hervorgeht, scheinen auch bei Damasonium die Samenanlagen direkt aus der Achse zu entspringen. Die vergleichende Betrachtung kann aber auch in diesem Falle den karpellären, und zwar laminalen Ursprung der Samenanlagen, zum mindesten sehr wahrscheinlich machen. Wir haben bei den wenigsamigen Formen der Hydrocharitaceen (Stratiotes, Enhalus) gesehen, daß die Samenanlagen in zwei Reihen laminal zu beiden Seiten der Karpellmittellinie stehen und miteinander alternieren. Dasselbe ist im Schema 8, III nochmals zum Ausdruck gebracht, wobei

1) Nach Armand Thielen (Bull. de la Soc. de bot. de Belgique 7, 92 [1868], zitiert nach Buchenau [6a, S. 489] sind auch bei D. alisma (= D. stellatum Pers.) die Karpelle zuweilen mehr als zweisamig. Es wäre interessant festzustellen, ob in diesen Fällen dieselbe Alternanz der Samenanlagen wie bei D. polyspermum zu beobachten ist.

die Achsenberindung des Hydrocharitaceen-Gynaeceums entfernt gedacht ist. In Fig. 8, IV ist angenommen, daß sich das Karpell in ähnlicher Weise, wie es für Zostera auf S. 315 zu schildern sein wird, ausgesackt hat, d. h. auf seiner Rückenseite schlauchartig ausgewachsen ist; dabei werden die Samenanlagen auf den adaxilen Teil der Schlauchwand verlagert und so orientiert, daß ihre Mikropyle statt wie bisher nach der Karpellspitze, nach dem Karpellgrund schaut. Wenn wir nun weiter annehmen, dieser zuletzt geschilderte Prozeß erfolge nicht selbständig, sondern das Karpell vollziehe dieses Schlauchwachstum in Verbindung mit der Blütenachse, so müssen sich die Verhältnisse des Schemas Fig. 8, V ergeben. Wir haben dann ein apokarpes Gynaeceum, dessen Fruchtblätter durch eine zentrale Achsensäule weit miteinander verbunden sind. Die Samenanlagen scheinen miteinander alternierend in zwei Reihen vor der Mittellinie jedes Karpells aus dieser Kolumella zu entspringen. Durch die im Schema gegebene Ableitung wird aber sehr wahrscheinlich, daß wir es auch hier, wie bei Alisma Plantago, mit karpellärem Ursprung der Samenanlagen, und zwar mit laminal-lateraler Plazentation wie bei den Hydrocharitaceen, von denen unsere Ableitung ausging, zu tun haben. Für die Ableitung spricht auch die den Hydrocharitaceen gegenüber veränderte Orientierung der Samenanlagen.

Einer besonderen Erwähnung bedürfen noch die Veränderungen, die bei der Fruchtbildung mit dem Gynaeceum von Damasonium vor sich gehen. Sie seien am Beispiel von D. polyspermum erläutert, wo sie im Zusammenhang mit den Plazentationsverhältnissen zu fundamentalen Mißverständnissen Veranlassung gegeben haben. Löst man ein reifes Früchtchen oberhalb des Achsenscheitels ab, präpariert es von der Rückenseite (abaxilen Seite) her auf und breitet es flach aus, so erhält man ein Bild, wie es Fig. 10, I zeigt. Es scheint also ein Teil der Samenanlagen marginal inseriert und in zwei Reihen alternierend zu beiden Seiten der Bauchnaht zu stehen. Tatsächlich wurden die Verhältnisse von Buchenau (7a, S. 29) in dieser Weise beschrieben. Er sagt: „Ovula in sutura superiori inserta.“ Auch bei Kunth (29, S. 155) heißt es: „Ovula saturae ventrali affixa.“ Da wir aber bereits gehört haben, daß sämtliche Samenanlagen laminal-lateral im Bereiche der Achse angelegt werden, kann diese Stellung nur auf eine sekundäre Verschiebung zurückzuführen sein. Die Entwicklungsgeschichte lehrt darüber folgendes. Der auf einem medianen Längsschnitt zwischen zwei Karpellen gelegene Teil der Blütenachse hat zunächst eine leicht konvexe Oberfläche (Fig. 9, IVa). Diese aber nimmt

im Laufe der Karpellentwicklung deutlich konkave Gestalt an (Fig. 9, IV b), d. h. der Vegetationspunkt wird gewissermaßen „ausgehöhlt", und zwar dadurch, daß beim Streckungswachstum des oberen freien Karpellteils besonders die Randpartie der Fruchtblattvorderseite eine starke Förderung erfährt und außerdem noch die obere, mit der Achse vereinigte Insertionszone der Samenanlagen in das Wachstum miteinbezogen wird. Dadurch also wird das randliche Achsengewebe emporgehoben, gewissermaßen von den Karpellen hochgezogen und der obere Teil der Samenanlagen über den Achsenscheitel hinausgehoben. Es sind das die Samenanlagen, die Kunth als „suturae ventrali affixa" bezeichnet. Man vergleiche zum besseren Verständnis des Vorgangs die Schemata Fig. 11, I und 11, II, und auch die Querschnitte durch den basalen und apikalen Teil des Früchtchens. Querschnitt 10, II A geht durch die basale Zone in Schema Fig. 11, II, der Querschnitt Fig. 10, II B durch die apikale Region in Schema Fig. 11, II. Auf dem letzteren ist am Karpell deutlich eine Sutur (Bauchnaht) zu erkennen, die auf dem basalen Querschnitt fehlt. Hier sind die Karpellränder durch Gewebe, das aus der Blütenachse stammt, miteinander verschmolzen. Aus Fig. 10, II geht auch hervor, daß die Samenanlagen keinesfalls marginal stehen, daß sie vielmehr laminal, wenn auch dem Rande genähert, inseriert sind.

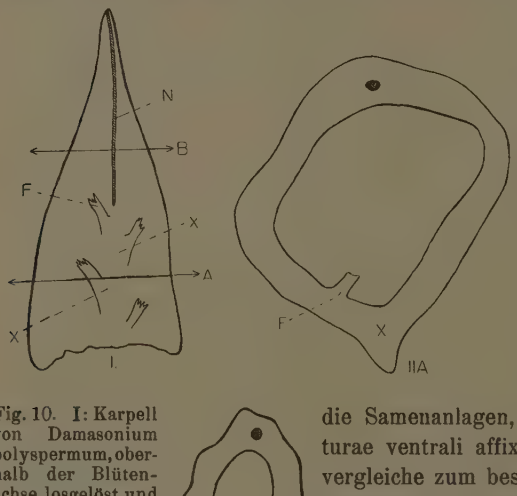

Fig. 10. I: Karpell von Damasonium polyspermum, oberhalb der Blütenachse losgelöst und von der Rückenseite her aufpräpariert. II A: Querschnitt durch das Karpell von Damasonium polyspermum, ausgeführt in der Region *A* in Fig. I (= basale Region in Schema Fig. 11, II). II B: Das gleiche, ausgeführt in der Region *B* auf Fig. I (= apikale Region in Schema Fig. 11, II). *X* Achsengewebe, *N* Bauchnaht, *F* Funiculus der Samenanlage.

Zurückblickend auf die Karpellverhältnisse innerhalb der Verwandtschaftsgruppe der Alismatineae ist kurz zusammenfassend zu sagen: Wir haben in allen drei Familien ein apokarpes Gynaeceum; die freien

Fruchtblätter folgen in der Art ihrer Anlegung übereinstimmend dem epeltaten Typ. Was die spätere Karpellausgestaltung betrifft, so sind besonders innerhalb der einzelnen Familien die verwandtschaftlichen Beziehungen auf das strengste gewahrt. Das gleiche gilt auch für die Stellung der Samenanlagen im Karpell. In allen Fällen ist laminale Plazentation festzustellen, die bei dem mehrsamigen Damasonium polyspermum eine laminal-laterale, bei dem zweisamigen Damasonium alisma und den übrigen Alismataceen, die alle einsamig sind, eine laminal-mediane ist.

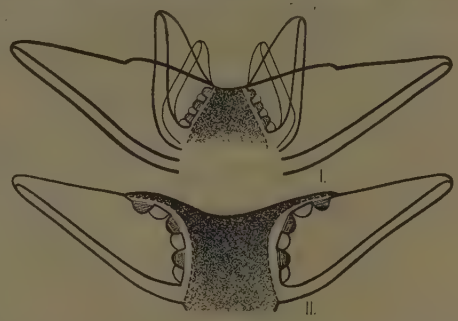

Fig. 11. I: Schema zur Erklärung der sternförmig divergierenden Fruchtgestaltung in der Gattung Damasonium (erläutert am Beispiel von Damasonium polyspermum), jüngstes Stadium = dünnste Konturen. II: Schematisierter Längsschnitt durch eine junge Frucht von Damasonium polyspermum, der obere Teil der Samenanlagen steht über dem Blütenscheitel (vordere Reihe der Samenanlagen schraffiert gezeichnet, Achsengewebe getönt). Nähere Erläuterungen im Text.

II. Aponogetonineae.

In diese Verwandtschaftsgruppe gehören außer den Aponogetonaceae auch die Scheuchzeriaceae (Juncaginaceae). Die Juncaginaceenblüte ist im Vergleich zu der von Alisma, der sie sonst nahesteht, reduziert. Das dreigliederige Perianth ist zwar doppelt, aber grün, also nicht deutlich in Kelch und Krone unterschieden wie bei den Alismataceen. Das Androeceum besteht aus zwei trimeren Kreisen, ebenso das Gynaeceum, wo aber, wie noch näher auszuführen sein wird, nur in den seltensten Fällen beide Kreise vollständig ausgebildet sind. Im Vergleich nun zu den Juncaginaceen sind die Aponogetonaceen noch weiter reduziert, denn wir finden die Perianthblätter selten auf drei, meist auf zwei und zuweilen auf eins reduziert und ferner das Gynaeceum ausschließlich aus einem dreigliedrigen Wirtel bestehend. Was die Karpellverhältnisse der Aponogetonaceen anlangt, so steht auch hier ihrem Anschluß an die Juncaginaceen nichts im Wege; trotzdem aber sollen hier die Aponogetonaceae vor den Juncaginaceen behandelt werden, weil die sehr klar zutage tretende eigenartige Gynaeceumsausgestaltung bei Aponogeton dazu herangezogen werden kann, die scheinbar nur lockeren Beziehungen zwischen den Gattungen Scheuchzeria und Triglochin enger zu knüpfen.

A. Aponogetonaceae.

a) **Aponogeton ulvaceus Baker und distachyus Thunb.** Die ersten Entwicklungsstadien der drei freien Karpelle zeigen auf einer Oberansicht Hufeisengestalt, wir haben also epeltate Anlegung derselben vor uns. Auch von einer späteren Verschmelzung der basalen Spreitenränder zu einem Querwulst ist nichts wahrzunehmen, so daß die zunächst freien und später zur Bauchnaht verwachsenen Karpellränder stets bis auf den Vegetationspunkt hinabreichen. Ein Längsschnitt durch ein

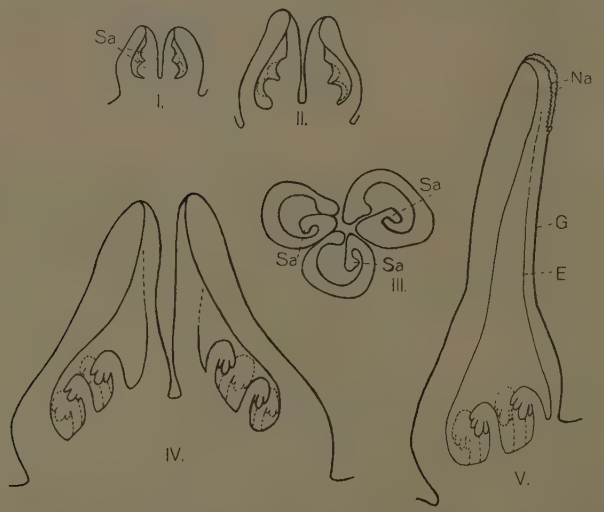

Fig. 12. I—IV: Entwicklung des Gynaeceums von Aponogeton ulvaceus I, II, IV mediane Längsschnitte. III Querschnitt durch die fertile Region einer jungen Gynaeceumsanlage. V: Fast fertig entwickeltes Einzelkarpell durchsichtig gemacht (gleich orientiert wie Längsschnitte). Innere Konturen dünn ausgezogen, hintere Samenanlagen unterbrochen gezeichnet. Zeichenerklärung: *Na* Narbe, *E* eingeschlagener Karpellrand, sonstige Erklärungen unverändert.

Stadium, auf dem die Samenanlagen bereits angelegt sind, zeigt weitgehende Ähnlichkeit mit der später zu besprechenden Gattung Scheuchzeria. Das gilt vor allem für die Plazentationsverhältnisse. Wir treffen bei Aponogeton im Karpell vier oder sechs Samenanlagen an, die in akropetaler Reihenfolge an den Rändern der Karpellspreiten angelegt werden (Fig. 12, I, II) und im Bau und in der Orientierung mit den Alismataceen übereinstimmen. Auf dünnen Querschnitten ist im Fruchtblatt stets eine Samenanlage anzutreffen, ein Zeichen, daß dieselben alternieren, wie das bei den mehrsamigen Formen meist der Fall ist

(Fig. 12, III). Wir haben also bei Aponogeton marginal-laterale Plazentation und wir werden gleiche Verhältnisse nur noch bei Scheuchzeria antreffen. Wenn auch, wie namentlich die Abbildungen junger Stadien beweisen, die Plazentationsverhältnisse sehr klar zu übersehen sind, so lassen die diesbezüglichen Angaben in der Literatur dennoch

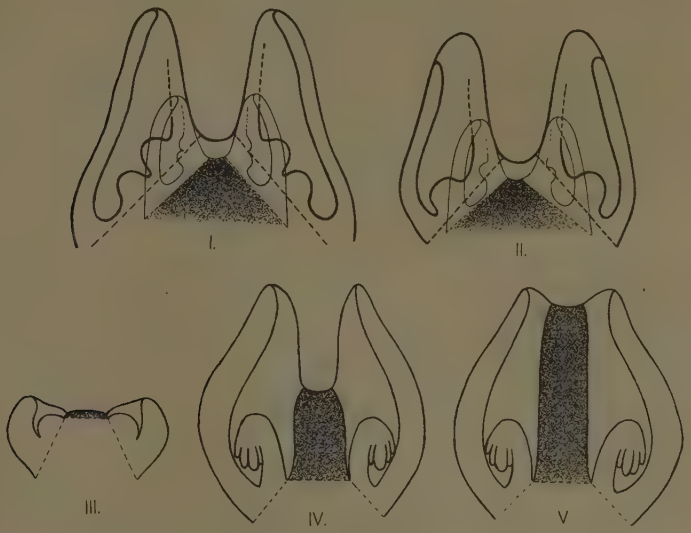

Fig. 13. I: Schema zur Erläuterung der basalen Karpellaussackung und der damit verbundenen Verlagerung der Samenanlagen von den Karpellrändern auf die Achse bei Aponogeton. Anfangsstadium in dünnen Konturen. Samenanlagen hier deutlich randständig. Endstadium in dicken Konturen, Samenanlagen hier in das Achsenbereich verschoben. II: Schema zur Deutung der Zusammenhänge zwischen der Plazentation bei Scheuchzeria und Triglochin. Dünne Konturen Verhältnisse in der Gattung Scheuchzeria, dicke Konturen Verhältnisse in der Gattung Triglochin (Samenanlagen hier durch denselben Wachstumsprozeß wie in Fig. I in den Achsenbereich verschoben). Achsengewebe getönt, sonstige Erklärungen im Text. III: Schematisierter Längsschnitt durch eine junge Gynaeceumsanlage von Triglochin maritima oder Triglochin palustris. IV: Das gleiche für ein fertiges Gynaeceum von Triglochin maritima. V: Das gleiche für ein fertiges Gynaeceum von Triglochin palustris. Achsenpartie, die die falsche Coenokarpie zustande bringt, ist getönt.

manches zu wünschen übrig. So sagt z. B. Planchon über die Stellung der Samenanlagen (36, S. 118): „Elles sont quelque fois anatropes et attachées au fond de la loge", und Serguéeff (43, S. 10 6) „Elles sont presque basilaires". Auch Englers Bemerkung: „Die Samenanlagen sind noch wechselnd, entweder sie stehen längs der ganzen Bauchnaht oder nur in geringer Zahl am Grunde", ist durchaus nicht einwandfrei.

Man weiß in letzterem Falle nicht, ist der Grund der Karpellhöhle gemeint — dann würde seine Angabe mit der von Planchon übereinstimmen — oder aber denkt Engler an den Grund der Bauchnaht (letztere Ausdrucksweise wäre zumindest ungewohnt). Klar in dieser Beziehung faßt sich Riede (39, S. 17), aus dessen Angaben hervorgeht, daß im zweiten Falle die Karpellbasis gemeint ist. Dabei aber wäre zu beachten, daß es sich nicht, wie Engler und Riede annehmen, um ein Entweder-Oder handelt, sondern daß ganz allgemein im Verlaufe der Entwicklung — ob nun mehr oder weniger Samenanlagen vorhanden sind — der basale Teil derselben nach dem Karpellgrund zu verlagert wird (Fig. 12, IV). Diese Verschiebung der Samenanlagen steht im Zusammenhang mit jener eigenartigen späteren Gynaeceumsausgestaltung, die hier noch kurz beschrieben sein soll.

Vergleicht man Fig. 12, I oder II mit Fig. 12, IV, so sieht man, auch ohne genauere Messungen angestellt zu haben, daß die Karpelle in ihrem unteren mit der Achse verwachsenen Teil (der „Sohle") verhältnismäßig stärker heranwachsen als in ihrem oberen freien Abschnitt (Endabschnitt). Ausgeführte Messungen haben dies auch zahlenmäßig bestätigt. So ergab z. B. eine Messung an einem jungen Stadium (Fig. 12, I) ein Verhältnis Sohle zu Endabschnitt 1 : 1,7; an einem fast ausgewachsenen Stadium (Fig. 12, IV) das Verhältnis 1 : 1,3. Eine zweite Messung brachte noch bessere Resultate, nämlich für ein junges Stadium das Verhältnis 1 : 1,6 und für ein älteres 1 : 1,1. Es ist klar, daß mit diesem Wachstumsvorgang die Samenanlagen verlagert, also in diesem Falle wenigstens in ihrem basalen Teile von den Fruchtblatträndern in den Achsenbereich verschoben werden müssen (vgl. hierzu Schema Fig. 13, I, außerdem Fig. 12, IV). Es sind das diejenigen Samenanlagen, die nach Planchon „. . . sont quelque fois attachées au fond de la loge" und nach Riede basilär wären. Zuletzt streckt sich der obere Karpellteil stark in die Länge und bildet eine ziemlich lange, sich deutlich gegen das Fruchtblatt absetzende Griffelzone, die in zwei kurze papillöse Narbenlappen ausläuft (Fig. 12, V).

B. Scheuchzeriaceae (Juncaginaceae).

Von dieser Familie soll zuerst die Gattung Scheuchzeria behandelt werden, da sie sich, wie bereits erwähnt, in Karpellbau und Plazentationsverhältnissen eng an die Aponogetonaceen anschließen läßt. Die Gattung Triglochin ist ihr gegenüber stark abgeleitet und Lilaea gehört nach Schumanns und unserer Auffassung nicht in diesen, sondern in den Verwandtschaftskreis der Potamogetonineae.

a) Scheuchzeria palustris L. Die freien Fruchtblätter werden hufeisenförmig, d. h. epeltat und, wie bei Aponogeton, nur wenig mit der Achse verwachsen angelegt. Der Längsschnitt (Fig. 14, II) zeigt in der Karpellform und in den Plazentationsverhältnissen große Übereinstimmung mit dem von Aponogeton (Fig. 12, III). Es finden sich bei Scheuchzeria fast ausschließlich zwei Samenanlagen im Fruchtblatt —

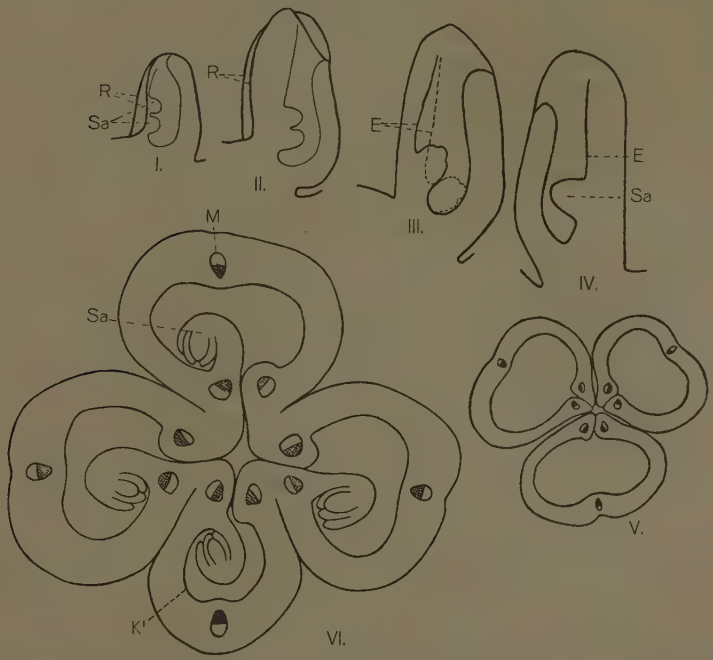

Fig. 14. I—IV: Karpellentwicklung von Scheuchzeria palustris, I, II junge Karpelle (durchsichtig gemacht, innere Konturen sind dünn ausgezogen), III, IV mediane Längsschnitte. V: Querschnitt durch die apokarp-apikale Region des Gynaeceums von Scheuchzeria palustris. VI: Querschnitt durch die scheinbar coenokarp-parakarpe fertile Region des Gynaeceums von Scheuchzeria palustris *M* Medianerv, *R* freier Karpellrand, *E* eingeschlagener Karpellrand. Leitbündel schraffiert.

einmal habe ich eine einzige angetroffen — die an den Fruchtblatträndern, also marginal-lateral inseriert sind. Auch hier ist die Alternanz derselben auf Querschnitten deutlich sichtbar (vgl. Fig. 14, VI). Das Gynaeceum besteht bei Scheuchzeria meist aus vier Karpellen, wovon aber nur drei unter sich gleich entwickelt sind; da dieselben mit dem inneren Perigonkreis alternieren, gehören sie dem äußeren Karpellkreis

an, das vierte Karpell ist stets kleiner (Fig. 14, V K') und gehört, da es mit dem äußeren Perigonkreis in Alternanz steht, dem inneren Karpellkreis an, der aber im übrigen fast immer fehlschlägt. Nur in sehr seltenen Fällen habe ich fünf und zweimal sechs Karpelle angetroffen im Gegensatz zu Horn (26, S. 163), der sechs Fruchtblätter nie beobachtet hat. Es werden also nur äußerst selten die zwei Karpellkreise vollständig angelegt und auch dann unterscheiden sich die Wirtelglieder des inneren Kreises stets von denen des äußeren durch ihre zurückgebliebene Größe. Im übrigen werden jedoch in den reduzierten Karpellen die Samenanlagen stets angelegt und vollkommen entwickelt, auch die Narbenbildung unterbleibt nur in den seltensten Fällen. Das fertige Karpell nun besitzt im Vergleich zu Aponogeton eine gedrungene Gestalt, weil sowohl die basale Karpellaussackung unterbleibt, als auch keine sich deutlich gegen das Fruchtblatt absetzende Griffelzone ausgebildet wird, sodaß die Narbe ziemlich unvermittelt dem Karpell aufsitzt. Dieselbe ist wie bei Limnocharis geschlitzt, da die Karpellspitze im Laufe der Entwicklung von den Karpellrändern überholt wird, also tiefer als dieselben zu liegen kommt. Sie besteht aus zwei papillösen und im Gegensatz zu Aponogeton breiten Lappen, die ganz der viel gedrungeneren Karpellform angepaßt sind.

Den Bau des fertigen Gynaeceums hat bereits Eames (14, S. 151) an einer Serie von Querschnitten genauer untersucht. Besonders hervorvorzuheben ist, daß die Karpelle an der Basis miteinander vereinigt sind, und auf einem Querschnitt durch diese Zone das Bild eines coenokarp-parakarpen Gynaeceums zustandekommt (Fig. 14, VI). Über dieser schmalen Zone sind die Karpelle frei (Fig. 14, V). Darunter sind sie im Zentrum durch Achsengewebe verbunden (vgl. die Querschnitte Fig. 3e—f bei Eames, S. 151); das legt die Vermutung nahe, daß auch die Verwachsung der Karpelle in der fertilen Zone keine eigentliche Coenokarpie ist, sondern eine Erscheinung, die auf einem seitlichen Emporgreifen der Blütenachse beruht, wobei dieselbe zwischen den Karpellen höher hinaufreicht als im Zentrum des Gynaeceums. Es wäre aber auch möglich, daß die „Coenokarpie" hier eine Folge der dichten Stellung der Fruchtblätter ist, die deshalb in der Nähe ihrer Ursprungsstelle aus der Blütenachse miteinander verschmelzen. Die Ausdehnung der Verschmelzungszone scheint zu schwanken, denn manchmal sind die Karpelle in ihrer fertilen Region frei.

b) In der Gattung Triglochin spielt im Gegensatz zu Scheuchzeria die Achsenbeteiligung am Gynaeceumsaufbau eine große Rolle, so daß schon auf dem Jugendstadium Verhältnisse entstehen, die denen

von Damasonium und besonders von Alisma Plantago sehr nahe kommen.

Triglochin maritima L. Die sechs Karpelle werden in zwei trimeren Kreisen von vornherein mit der Achse verwachsen angelegt. Der

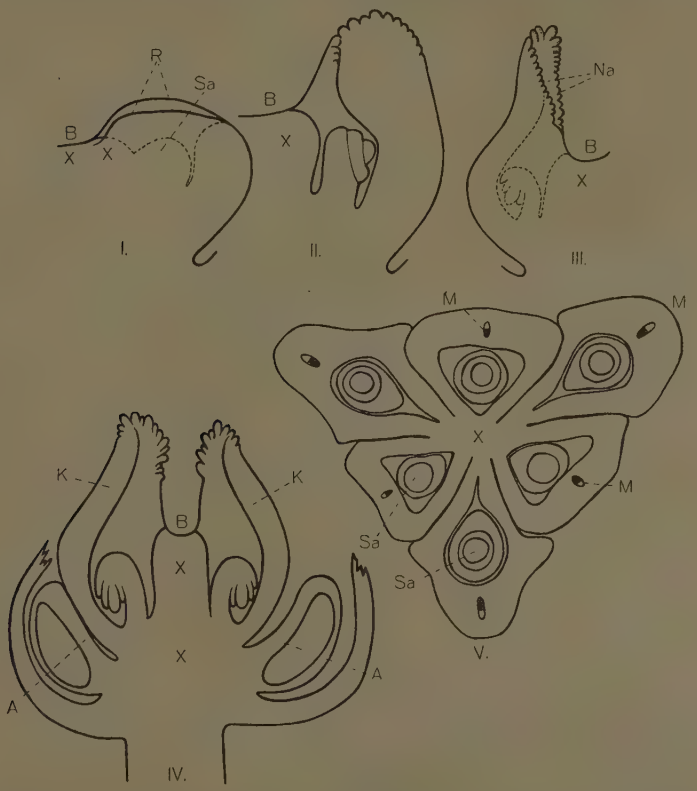

Fig. 15. I—III: Karpellentwicklung von Triglochin maritima, I und III Karpelle durchsichtig gemacht (innere Konturen sind unterbrochen gezeichnet), II medianer Längsschnitt. IV: Medianer Längsschnitt durch eine fertige Blüte von Triglochin maritima. V: Querschnitt durch die fertile Region des fertigen Gynaeceums von Triglochin maritima. *A* Anthere, *K* Karpell, *Na* Narbe, *X* Achsengewebe, *B* Blütenscheitel.

Blütenscheitel ist in der Peripherie, wo ihm die Karpelle ansitzen, hochgezogen, so daß auf einer Oberansicht leicht der Eindruck entsteht, als sei das Fruchtblatt ringförmig geschlossen. Daß es sich aber in Wirklichkeit hierbei nur um eine vom Achsenscheitel veranlaßte Modi-

fikation handelt, nicht aber um eine durch die basale Verschmelzung der Spreitenränder entstandene Querzone des Karpells, geht aus dem Längsschnitt Fig. 15, I deutlich hervor: Es sind hier die freien Karpellränder in ihrem Verlauf bis zum Vegetationspunkt zu verfolgen, somit besteht kein Grund, an der epeltaten Karpellanlage zu zweifeln. Mit fortschreitender Entwicklung des Gynaeceums wird die Ähnlichkeit mit Alisma Plantago weitgehend verwischt. Haben wir bei dieser gesehen, daß die Achse schon frühzeitig ihr Wachstum einstellt, die Karpellenden daher am Ende der Entwicklung den Blütenscheitel weit überragen, so streckt sich bei T. maritima, besonders aber bei T. palustris außer den freien Karpellrändern auch noch die unmittelbar über der Samenanlage gelegene Achsenzone x sehr beträchtlich mit (Fig. 15, II und III); im fertigen Zustande kommt daher die Samenanlage nicht unbedeutend unter den Achsenscheitel zu stehen (Fig. 15, IV).

Dieser soeben beschriebene Vorgang ist im Schema (Fig. 13 III—IV) nochmals festgehalten. Fig. 13, III geht durch Streckung der getönten Zone, d. h. des Achsengipfels, an den die Karpellränder anlaufen, über in Fig. 13, IV.

Der Querschnitt (Fig. 15, V) durch das fertige Gynaeceum ist etwa in halber Höhe der Samenanlagen in Fig. 15, IV durchgeführt: Man sieht daraus, daß bei T. maritima sämtliche sechs Fruchtblätter fertil und in ihrer Größe kaum voneinander verschieden sind.

Triglochin palustris L. Das Gynaeceum dieser Art ist vor allem dadurch ausgezeichnet, daß ein deutlich ausgeprägter Dimorphismus der Karpelle vorhanden ist. Dieser besteht nicht, wie bei Scheuchzeria, lediglich in der unterschiedlichen Karpellgröße, sondern darin, daß ein Karpellkreis überhaupt steril bleibt. Die beiden Fruchtblattwirtel werden zunächst genau in derselben Weise wie bei T. maritima, also epeltat und mit der Achse verwachsen angelegt, doch bleibt der äußere Kreis schon frühzeitig in der Entwicklung zurück. So sieht man auf der Oberansicht Fig. 16, I bereits sehr deutlich den Unterschied. Die drei Karpellglieder K des inneren Kreises zeigen normale Größe und Anlage der Fruchtblatthöhlung, dagegen sind die des äußeren schon wesentlich in ihrer Größe zurückgeblieben, von einer Karpellhöhlung ist so gut wie gar nichts zu sehen. Auf diesem Entwicklungsstadium bleiben diese Wirtelglieder S stehen, denn nach dem Streckungswachstum ist weder auf Längs- noch auf Querschnitten etwas von einer Karpellhöhlung oder von einer Samenanlage wahrzunehmen (vgl. besonders Fig. 16, VI a u. b). So kann ich Cordemoy (12, S. 13) nicht beistimmen, wenn er schreibt: „Dans chaque ovaire on

voit d'abord un petit mamelon conique, qui ne se développe pas dans les ovaires externes." Wir haben eben nicht, wie etwa bei den reduzierten Karpellen der männlichen Blüte von Sagittaria oder auch von Scheuchzeria Fruchtblätter, die an und für sich normal ausgebildet, nur vorzeitig in ihrer Entwicklung gehemmt werden, sondern hier kommt es überhaupt nicht mehr zur Karpellausgestaltung, weil, wie wir gesehen haben, die Entwicklungshemmung auf das Primordialstadium vorverlegt ist. Horn (26a, S. 125) hat diese Verhältnisse mit folgenden Worten bereits richtig angedeutet: „Wenn die Karpide des 2. Wirtels bei Triglochin maritima erscheinen, zeigen die des äußeren Wirtels eine kleine halbmondförmige Einsenkung — bei T. palustris dagegen bleiben dieselben auf dem Höckerstadium und entwickeln sich nur in Form kleiner Lamellen." T. palustris stellt somit ein interessantes und das bis

Fig. 16. I: Oberansicht einer Gynaeceumsanlage von Triglochin palustris im frühesten Entwicklungsstadium. Dimorphismus der Karpelle bereits deutlich sichtbar. *K* Normale Fruchtblatt-, *S* solide Karpellanlage (nähere Erklärung im Text). II: Medianer Längsschnitt durch das fast fertig entwickelte Gynaeceum von Triglochin palustris (normales und solides Karpell getroffen, letzteres unterbrochen gezeichnet). III: Medianer Längsschnitt durch eine fertige Blüte von Triglochin palustris. IV: Pinselnarbe von Triglochin palustris von der Karpellrückenseite aus gesehen (stark vergrößert). V: Solides Karpell (stark vergrößert). VIa: Querschnitt durch die fertile Region des Gynaeceums von Triglochin palustris. VIb: Querschnitt höher geführt, Karpellränder *R*, die der Achse anliegen, hier sichtbar. *P* Narbenpapille, die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 15.

jetzt einzig bekannte Beispiel für Vorkommen von „solid carpels“ (d. h. soliden, einer Höhlung entbehrenden Fruchtblättern) dar.

Von T. maritima unterscheidet sich T. palustris ferner noch dadurch, daß, wie bereits angedeutet, das zentrale Achsengewebe im fertigen Gynaeceum weiter in die Höhe reicht, die falsche Coenokarpie also deutlicher zutage tritt als bei T. maritima (vgl. hierzu Schema Fig. 13, V und 13, IV). Während, wie wir gesehen haben, bei T. maritima die freien Karpellenden sich nicht unbeträchtlich strecken, bleiben sie bei T. palustris ganz kurz. An ihrer statt wächst der mit dem Achsenende vereinigte Abschnitt des Gynaeceums stark heran, so daß sich am Ende der Entwicklung Verhältnisse wie in Fig. 16, II und 16, III ergeben. Wir sehen daraus ohne weiteres, was die Achsenbeteiligung am Aufbau des Gynaeceums anlangt, die große Ähnlichkeit mit Limnocharis (vgl. Fig. 16, III mit Fig. 4, III bei Troll [48]).

Wie aus allen Abbildungen zu entnehmen ist, weicht Triglochin in den Plazentationsverhältnissen nicht unbeträchtlich, ja es könnte scheinen, fundamental von Scheuchzeria ab. Dieser Gattung steht sie aber ihrem morphologischen und anatomischen Bau nach, über welch letzteren besonders Chrysler (13, S. 179 f.) Angaben macht, so nahe, daß auch an engere Beziehungen im Bau des Gynaeceums und den Plazentationsverhältnissen nicht gezweifelt werden kann, trotz des gegenteiligen äußeren Anscheins. Wir knüpfen an die Beobachtung an, daß bei Scheuchzeria gelegentlich nur eine einzige Samenanlage im Karpell zur Ausbildung gelangt. Ferner soll gemäß Schema Fig. 13, II (das Fig. 13, I entsprechend entworfen ist) angenommen werden, daß hier derselbe Wachstumsvorgang im Gynaeceum eintrete, der bei Aponogeton die Verlagerung der Samenanlagen von den Karpellrändern auf den mit der Achse verbundenen Teil der Fruchtblätter bewirkt. Wir bekommen dann ein Bild, wie es durchaus jungen Stadien der Karpellentwicklung von Triglochin entspricht, d. h. die in Einzahl in jedem Karpell vorhandenen Samenanlagen sind von den Rändern der Fruchtblätter median auf deren Basis übergegangen, stehen also laminal-median. Es ist aber zu betonen, daß dieser Vorgang bei Triglochin nicht mehr zu beobachten ist. Wir haben es vielmehr mit einer jener zahlreich vorkommenden Abkürzungen des Entwicklungsganges zu tun, welche die Entwicklungsgeschichte direkt ihrem Ziel zusteuern lassen; in solchen Fällen kann dann nur noch die vergleichende Methode den Spuren der Formbildung folgen (vgl. Troll [50, S. 2]).

Bei einer kurzen Zusammenfassung der Karpellverhältnisse in der zweiten Verwandtschaftsreihe läßt sich folgendes sagen: Die Glieder

dieser Gruppe sind vollkommen einheitlich in ihrer epeltaten Karpellanlegung und -ausgestaltung, weniger geschlossen dagegen im Bau des Gynaeceums und in den Plazentationsverhältnissen. Was ersteren anlangt, so ist besonders die Achsenbeteiligung am Fruchtknotenaufbau bei Triglochin zu erwähnen, die bei Scheuchzeria fast ganz unterbleibt und bei Aponogeton nur in der Verlagerung der Samenanlagen von den Karpellrändern auf die Mittelsäule des Gynaeceums in Erscheinung tritt. In den Plazentationsverhältnissen lassen sich ebenfalls engere Beziehungen zwischen den Aponogetonaceen und Scheuchzeria feststellen als zwischen den zu einer Familie gehörigen Gattungen Scheuchzeria und Triglochin; das gilt sowohl für Zahl wie Stellung der Samenanlagen. Bei Aponogeton und Scheuchzeria finden sich die Samenanlagen fast ausschließlich in Mehrzahl an den Karpellrändern, also marginal-lateral inseriert; bei Triglochin dagegen steht die einzige Samenanlage median an der Basis der Karpellspreite. Es ist aber in letzterem Falle zu beachten, daß bei den sonstigen engen verwandtschaftlichen Beziehungen der beiden Gattungen auch ein engerer Zusammenhang in den Karpellverhältnissen, speziell der Plazentation sehr wahrscheinlich ist, und zwar in der Art, wie er auf S. 304 angedeutet wurde.

III. Potamogetonineae.

Diese Unterreihe besteht aus der Familie der Potamogetonaceae, an die sich nach der Auffassung von Magnus, Engler, Chrysler u. a. die der Najadaceae eng anschließen läßt. Wir nehmen aber, wie bereits in der Einleitung bemerkt, Schumann folgend, auch noch die monotypische Gattung Lilaea hierher und reihen sie an die Najadaceae als Familie der Lilaeaceae an. Das kann in diesem Zusammenhang um so ungezwungener geschehen, als im Karpellbau und in den Plazentationsverhältnissen Lilaea speziell mit den Najadaceen weitgehendst übereinstimmt.

A. Potamogetonaceae.

Diese große Familie bildet das wichtigste Glied in der dritten Verwandtschaftsgruppe. Sie umfaßt einige Unterfamilien: Potamogetoneae und Zannichellieae, Zostereae, Cymodoceae und Posidonieae. Es sind von jeher Meinungen laut geworden, die es nicht für angebracht halten, die recht mannigfachen und vor allem blütenmorphologisch nicht immer homogenen Formen in eine enge Familie zusammenzustellen. Dagegen aber läßt sich sagen, daß die einzelnen Unterfamilien mit ihren ziemlich gleichmäßig reduzierten Formen sehr gut als abgeschlossene Familie den anderen Familien der Helobiae gegenübergestellt werden

können. Die nachfolgenden Ausführungen werden beweisen, daß auch Karpellbau und Plazentationsverhältnisse ein nicht unwichtiges Argument für die Zusammengehörigkeit der einzelnen Glieder zu einer Familie darstellen; damit habe ich bereits vorweggenommen, daß die Karpellverhältnisse in den einzelnen Unterfamilien der Potamogetonaceen in ihrer Hauptsache einheitlich sind.

Von den einzelnen Verwandtschaftsgruppen der Potamogetonaceae sind im folgenden die Potamogetoneae, Zannichellieae, Zostereae und Cymodoceae behandelt. Von Posidonia, welche mit ihren beiden Arten die Gruppe der Posidonieae bildet, stand mir leider kein Material zur Verfügung und auch die Literatur enthält hier nur unbestimmte Angaben. Aus einer Zeichnung (Engler-Prantl, „Die natürlichen Pflanzenfamilien", I. Aufl. II, 1, S. 206, Fig. 159 E) läßt sich aber mit einiger Wahrscheinlichkeit entnehmen, daß im Karpellbau dieser Gattung keine Ausnahme von dem sehr einheitlichen Verhalten der übrigen Potamogetonaceen vorliegt.

1. Potamogetoneae.

a) **Potamogeton.** Bei der Beschreibung dieser Gattung möchte ich an die Untersuchungen von Hegelmaier (21, S. 287) anknüpfen, der eine kurze Darstellung der Karpellentwicklung von Potamogeton crispus gibt: „Dem flachgewölbten Scheitel der Blütenachse entspringt jetzt, für den Beobachter völlig simultan und mit den Staubblättern genau alternierend, die Anlage der vier Karpelle in Gestalt von Wülsten, welche durch Übergreifen auf größere Bögen einerseits schnell zu einem einzigen vierlappigen zusammenfließen, andererseits an den Berührungsstellen sich gesondert zur Bildung ihrer Seitenwände und ihrer Bauchnaht nach einwärts schlagen." Soweit die Ausführungen Hegelmaiers. Gegen dieselben ist einzuwenden, daß sie trotz Beigabe richtiger Zeichnungen eine falsche Vorstellung von der tatsächlichen Karpellanlegung vermitteln können. Man wird sich darnach nämlich vorstellen, daß die Karpelle hufeisenförmig am Vegetationspunkt angelegt werden und die freien Karpellränder später zur Bauchnaht verwachsen. Hierauf aber gibt zunächst ein Aufsichtsbild eines jungen Stadiums eine andere Antwort (Fig. 17, I). Wir sehen auf die vier Karpelle *K*, deren Ränder ringwallartig entwickelt sind und nicht, wie bei epeltater Karpellanlage, frei auf den Vegetationspunkt auslaufen (in welchem Falle die gewohnte Hufeisenform zustande kommen müßte). Vergleicht man nun die Oberaufsicht mit dem dazugehörigen Längsschnitt (Fig. 17, II), in dem zwei Karpelle median getroffen sind, so sieht man sehr deutlich, daß die

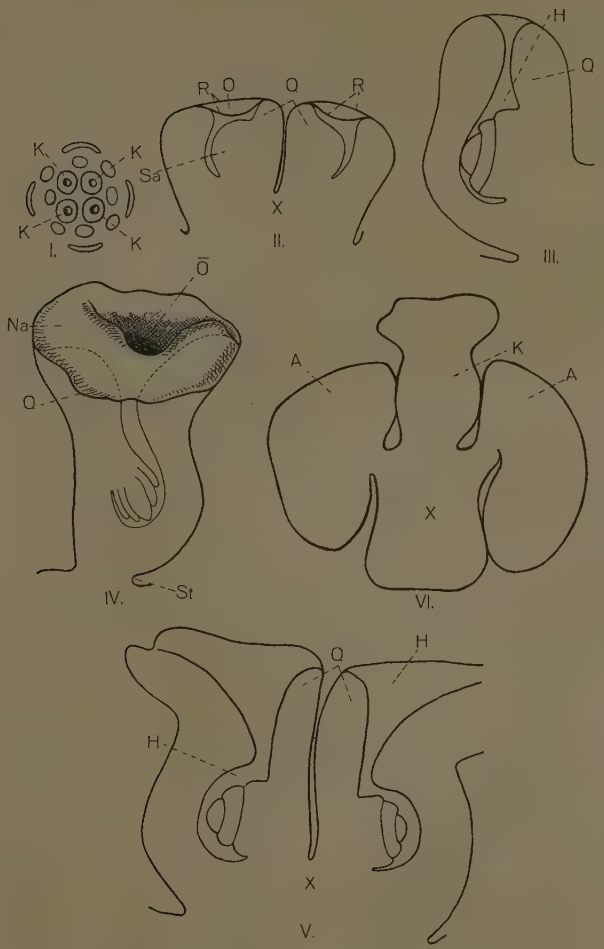

Fig. 17. I—IV: Potamogeton crispus. I: Oberansicht einer jungen Blütenanlage, im Zentrum sind die vier ringwallartig geschlossenen Karpelle sichtbar. II: Medianer Längsschnitt durch eine junge Gynaeceumsanlage. Die beiden Karpelle sind nicht angeschnitten (durchsichtig gemacht, innere Konturen dünn ausgezogen). III: Einzelkarpell median längs geschnitten. IV: Fertig entwickeltes Einzelkarpell durchsichtig gemacht. V, VI: Potamogeton trichoides. V: Medianer Längsschnitt durch ein Gynaeceum aus zwei Fruchtblättern bestehend. VI: Medianer Längsschnitt durch eine fertige Blüte (Gynaeceum aus einem Fruchtblatt bestehend). *Q* Querzone, *H* Karpellhöhlung, *Ō* apikale Karpellöffnung, sonstige Bezeichnungen wie in Fig. 15, 16 und 17.

Querzone einen ansehnlichen Umfang besitzt und ungefähr so hoch ist wie das Karpell selbst. Das ganze Fruchtblatt hat durchaus die Form eines Sackes, dessen die Öffnung umgebender Rand etwa horizontal liegt. Diese Sackform behält das Karpell während seiner ganzen Entwicklung bei, denn es wächst in seinem ganzen Umfang, also auch unter Beteiligung der Querzone, gleichmäßig stark aus.

Über die Stellung der Samenanlage herrschen durchweg die unrichtigsten Vorstellungen, denen schon Kunth (29, S. 127) Ausdruck verliehen hat, wenn er sagt: „Ovulum suturae ventrali infra apicem affixum." Aber eine Bauchnaht ist gar nicht vorhanden. Wohl entspringt die Samenanlage, wie das Stadium Fig. 17, II zeigt, auf der Karpellseite, die der Querzone (Ventralseite) entspricht, aber sie geht nicht aus deren Rand, sondern aus der Fläche, d. h. laminal hervor. Das wird auf späteren Stadien noch deutlicher (Fig. 17, III). Die Samenanlage steht ferner genau in der Fruchtblattmediane, sodaß die Plazentation laminal-median zu nennen ist, wie bei Alisma. Doch ist zu beachten, daß die Samenanlage bei den einsamigen Alismataceen laminal auf der Karpellrückenseite steht (da ja der Querwulst fehlt), bei Potamogeton dagegen laminal auf dem Querwulst, welche der Karpellbauchseite entspricht. Sie bildet bei Potamogeton wie überhaupt bei allen Gattungen dieser Familie ihre beiden Integumente vollständig aus. Da der fertigen Samenanlage ein einheitlicher Funiculus fehlt, sitzt sie direkt der Karpellfläche auf, ihre Mikropyle nach unten wendend (Fig. 17, IV).

Die Narbe hat eine eigenartige und ungewohnte Gestalt, da sie einen rings geschlossenen, kragenförmigen Saum darstellt (Fig. 17, IV u. 18, I). Diese Form ist aber durchaus verständlich, weil sich an ihrem Zustandekommen der gesamte, durch den Querwulst rings geschlossene Umfang des Karpellschlauchs beteiligt. Eine eigentliche Griffelregion, die sich als solche deutlich vom Fruchtblatt absetzt, wird z. B. bei P. crispus L. ausgebildet (vgl. Fig. 18, I), bei den anderen Arten, wie P. filiformis Nolte, P. lutens L. und P. alpinus Balb. dagegen sitzt der Narbensaum ziemlich unvermittelt dem Karpellschlauch auf. Im übrigen finden sich bei allen diesen Arten in Karpellanlegung und Plazentation bis in alle Einzelheiten übereinstimmende Verhältnisse. Auch was die Zahl der Fruchtblätter anlangt, habe ich fast ausschließlich vier vorgefunden, nur in seltenen Fällen drei oder fünf.

P. trichoides Ch. et Sch. ist dadurch ausgezeichnet, daß das Gynaeceum bis auf ein Fruchtblatt reduziert ist. Jedoch scheint auch hier diese Zahl nicht unbedingt fixiert zu sein, denn ich habe bei

meinem Untersuchungsmaterial, das mir nur in sehr beschränktem Maße zur Verfügung stand, eine Blüte mit zwei völlig normalen Karpellen gefunden (Fig. 17, V). Ich hätte gerne festgestellt, ob das einzige Fruchtblatt bei seiner Anlage am Vegetationspunkt denselben restlos aufbraucht, also terminal zur Blütenachse steht, wie das tatsächlich auf einem älteren Stadium der Fall zu sein scheint (Fig. 17, VI). Sicher entscheiden darüber aber nur Entwicklungsstadien, wo eben das Karpell am Vegetationspunkt angelegt ist; diese aber fehlten in meinem Materiale ganz. Was den Karpellbau und die Stellung der Samenanlage im Fruchtblatt anlangt, so treffen wir bei P. trichoides natürlicherweise auf genau die gleichen Verhältnisse wie bei den bereits besprochenen Arten.

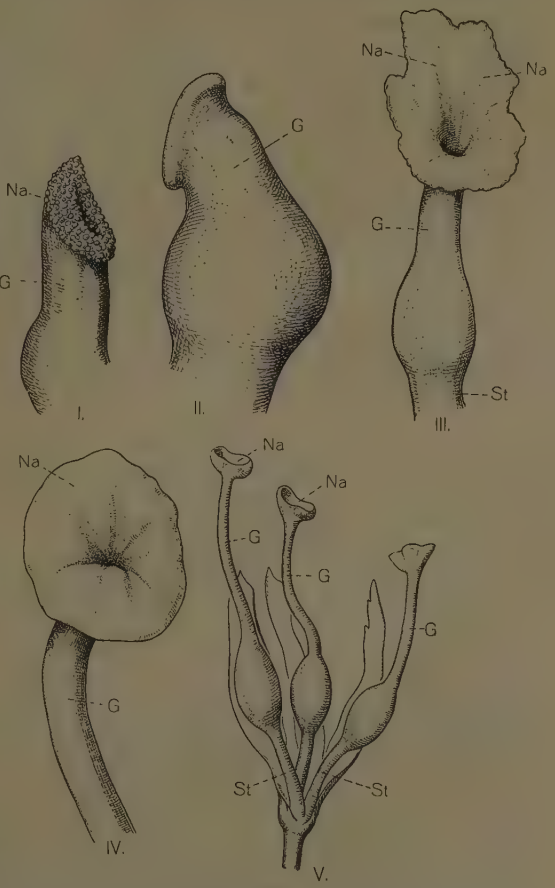

Fig. 18. I: Fertiges Karpell von Potamogeton crispus von der Seite gesehen. II: Junges Karpell von Zannichellia palustris. III: Fertiges Karpell von Zannichellia palustris, von der Bauchseite aus gesehen. IV: Narbenteller von Althenia (nach Prillieux stark vergrößert). V: Gynaeceum von Althania (nach Prillieux, aus drei langgestelten Fruchtblättern bestehend). *G* Griffel, *St* Stiel, *Na* Narbe.

b) **Ruppia maritima L.** Von dieser Gattung der Potamogetoneae stand mir leider auch nur wenig Untersuchungsmaterial zur Verfügung, und

zwar fehlte es hier in der Hauptsache an älteren Stadien und fertigen Blüten; dennoch genügte das vorhandene Material, um ein einigermaßen lückenloses Bild der Karpellentwicklung geben zu können. Die Karpelle werden fast ausschließlich in der Vierzahl und in gleicher Weise am Vegetationspunkt angelegt wie bei der nahe verwandten Gattung Potamogeton — also typisch peltat. Der mediane Längsschnitt (Fig. 19, I) zeigt weitestgehende Ähnlichkeit mit dem ungefähr gleichaltrigen Stadium von Potamogeton; so erreicht der Querwulst auch hier ungefähr die Karpellhöhe und nimmt den größten Teil des

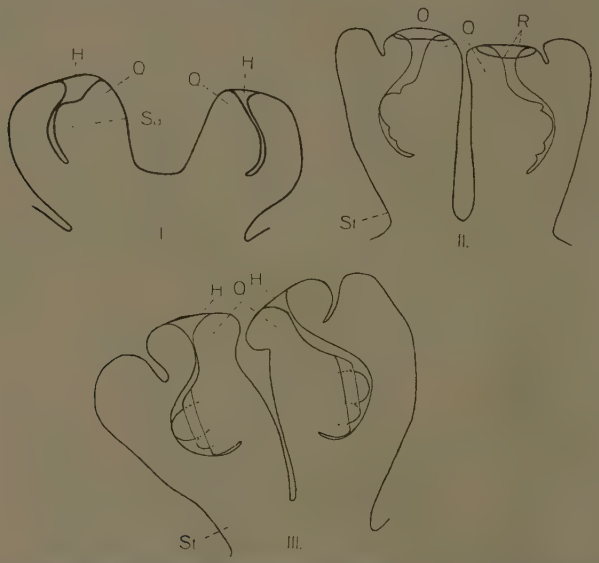

Fig. 19. Entwicklung des Gynaeceums von Ruppia maritima. I und III: Mediane Längsschnitte. II: Medianer Längsschnitt, Karpelle selbst nicht angeschnitten, dieselben sind durchsichtig gemacht (innere Konturen dünn ausgezogen). Bezeichnung wie in Fig. 17 und 18.

Karpellumens ein. Auf älteren Stadien (Fig. 19, II und 19, III) sind dann kleinere Abweichungen im äußeren Habitus wahrzunehmen, die aber durchaus von keiner einschneidenden Bedeutung sind. So sieht man z. B., daß sich der Rückenteil des Karpells nach oben zu keilförmig verbreitert und sich dann später an seinem oberen Rande deutlich einkerbt. Infolge dieses Wachstumsvorganges verjüngt sich das Fruchtblatt nach unten zu, was noch dadurch betont wird, daß die Stielzone auf diesen älteren Stadien, wenn auch nicht als solche deutlich

ausgebildet, so doch bereits sichtbar angedeutet ist. Im Verlaufe der Fruchtentwicklung erfährt sie eine sehr beträchtliche Streckung, so daß die Früchtchen lang gestielt (bis 1 cm) erscheinen.

Die Narbe stellt auch hier einen rings geschlossenen Saum dar, an dessen Bildung die Querzone des Karpells beteiligt ist. (Andeutungsweise ist das schon aus Fig. 19, III ersichtlich, wo sich der Querwulst an seinem oberen Ende bereits abgesetzt hat). Eine sich deutlich gegen das Karpell abhebende Griffelregion scheint wie bei den meisten Potamogeton-Arten nur sehr schwach ausgebildet zu sein.

Daß die einzige Samenanlage im Karpell genau die gleiche Stellung einnimmt wie bei Potamogeton, geht aus sämtlichen Abbildungen einwandfrei hervor: sie entspringt auch hier der ventralen Karpellfläche, die dem Querwulst entspricht, und steht ebenfalls in der Karpellmediane. Über ihren Bau und ihre Orientierung konnte ich mich leider nicht genügend informieren, doch geht aus Abbildungen Murbecks (33, Tafel 2) und Graves (18, S. 103) hervor, daß sie mit zwei vollständig ausgebildeten Integumenten versehen ist. Im fertigen Karpell stellt sie nach Kunth (29, S. 122) u. a. ein „ovulum pendulum" dar.

2. Zannichellieae.

Zu dieser Unterfamilie gehören die beiden Gattungen Zannichellia und Althenia. Von ersterer hatte ich ein sehr reichhaltiges Untersuchungsmaterial zur Verfügung, so daß es hier ein leichtes war, die Karpellentwicklungsgeschichte lückenlos zu verfolgen.

a) **Zannichellia palustris L.** Es ist bekannt, daß Zannichellia im Gegensatz zu Potamogeton eingeschlechtliche Blüten besitzt, wobei die Pflanze selbst monözisch ist. Die weibliche Blüte besteht meist aus vier Karpellen, die von einem enganliegenden Perigonblatt becherförmig eingeschlossen werden und erst im Laufe ihres Wachstums dasselbe überragen. Neben vier habe ich auch öfters drei und fünf und dreimal neun Fruchtblätter in der Blüte angetroffen.

Die freien Karpelle werden typisch peltat am Vegetationspunkt angelegt, daher zeigt eine Oberaufsicht eines jungen Stadiums gegenüber Potamogeton nichts Neues: wir haben den durch den Querwulst rings geschlossenen Karpellwall mit der ersten Anlage der Fruchtblatthöhlung in seiner Mitte. Auf einem entsprechenden Medianschnitt (Fig. 20, I) sieht man, daß der Querwulst — von einer Samenanlage ist noch nichts wahrzunehmen — fast die ganze Fruchtblatthöhle einnimmt, genau wie das bei Potamogeton und Ruppia der Fall ist, sodaß auch hier die eigentliche Karpellhöhle nur auf einen sehr

schmalen Spalt beschränkt ist; jedoch erreicht die Querzone nicht ganz die eigentliche Karpellhöhe, vielmehr wölbt sich die gegenüberliegende Partie, also die Karpellrückenseite, leicht kapuzenförmig über sie, sodaß auch der Karpellrand nicht ganz horizontal verläuft, sondern schräg abgeschnitten erscheint.

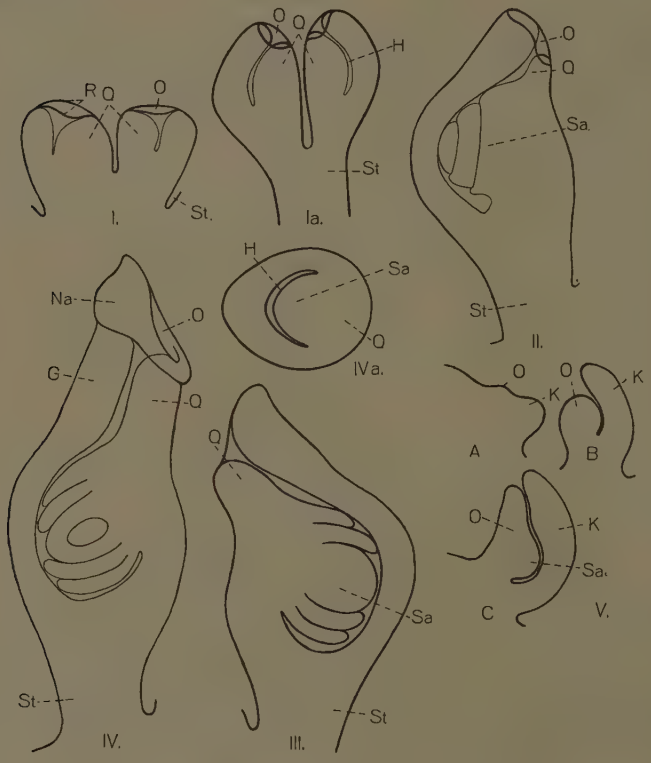

Fig. 20. I und Ia: Mediane Längsschnitte durch junge Gynaeceumsanlagen von Zannichellia palustris. Karpelle selbst nicht angeschnitten, dieselben sind durchsichtig gemacht (innere Konturen dünn ausgezogen). II—IV: Karpellentwicklung von Zannichellia palustris. III Medianer Längsschnitt. II und IV durchsichtig gemachte Karpelle (Orientierung wie Fig. I und Ia). IVa: Querschnitt durch die Griffelregion von Zannichellia palustris. V: Entwicklung des Zannichellia-Karpells nach Campbell (*o* Ovularrudiment = shoot apex, *k* carpellary leaf, *Sa* Samenanlage). Sonstige Erklärungen im Text. Bezeichnungen wie in Fig. 17 und 18.

Im Vergleich zu Ruppia und besonders zu Potamogeton besitzt das Zannichellia-Fruchtblatt eine bedeutend schlankere Gestalt

(Fig. 20, Ia—IV). Das ist in der Hauptsache durch die hier schon sehr frühzeitig deutlich sichtbar zur Entwicklung kommende Stielzone bedingt. Der Karpellstiel hat einen kreisrunden Querschnitt, was als Andeutung unifazialen Baues gelten kann. Einwandfrei ist dieser hier aber nicht nachzuweisen, da nur ein einziges zentrales Leitbündel mit gänzlich reduziertem Xylem vorhanden ist. Bei manchen Formen von Zannichellia palustris erfährt die Stielzone im Verlauf der Fruchtentwicklung eine nicht unbeträchtliche Streckung; jedoch erreicht dieselbe niemals den hohen Grad wie bei Ruppia.

Die spätere Entwicklung des Zannichellia-Karpells bietet besonders in der Griffelgestaltung ein von Potamogeton und Ruppia abweichendes Bild. Während bei den meisten Potamogeton-Arten die unmittelbar über der Samenanlage gelegene Karpellzone sich nur unbeträchtlich streckt und meist keine deutlich gegen das Fruchtblatt abgesetzte Griffelzone ergibt, ist bei Zannichellia schon auf einem jungen Stadium eine solche deutlich wahrnehmbar (Fig. 18, II; vgl. hierzu Potamogeton crispus, ausgewachsenes Fruchtblatt, Fig. 18, I). Diese streckt sich im späteren Wachstumsverlauf noch stärker; daß an ihrer Bildung ebenfalls die Querzone beteiligt ist, geht sowohl aus Längsschnitt Fig. 20, IV wie aus Querschnitt Fig. 20, IVa hervor. Nach oben läuft der Griffel in den Narbensaum aus, der wie bei den anderen Potamogetonaceen rings geschlossen ist, da sich an seiner Bildung auch die Querzone, also der gesamte Umfang des Karpellschlauchs, beteiligt. Fig. 18, III stellt das Karpell von der Bauchseite dar. Man sieht direkt auf die Querzone und in den Narbentrichter, der an den Rändern leicht ausgezackt, im übrigen nicht ganz symmetrisch gebaut ist. Er trägt im Gegensatz zu Potamogeton keine Narbenpapillen, wie es bei unter Wasser stattfindender Bestäubung verständlich ist.

Die Stellung der einzigen Samenanlage, ihr Bau und ihre Orientierung im Karpell bietet, wie den Abbildungen zu entnehmen ist, gegenüber Potamogeton nichts Neues. Die Samenanlage steht hier genau wie dort laminal-median, sie bildet ihre beiden Integumente vollständig aus und ist nach vollendetem Wachstum mit der Mikropyle dem Fruchtblattgrund zugewendet.

Ich möchte nun anschließend auf eine Arbeit Campbells (8, S. 44) eingehen, die an Hand klarer und zum Teil richtiger Zeichnungen die Entwicklungsgeschichte des Zannichellia-Karpells zu geben versucht. Jedoch kommt der Autor, durch eine falsche Ausgangssituation irregeführt, zu sehr gezwungenen, nicht haltbaren

Deutungen der tatsächlichen Verhältnisse. Er hat irgendwelche Protuberanzen des Blütenvegetationspunktes für die erste Anlage von Karpellen gehalten, die es aber in Wirklichkeit gar nicht sind. Ich gebe der Einfachheit und Übersicht halber die in Frage kommenden Abbildungen mit samt ihren Benennungen bei (vgl. Fig. 20, V A, B, C). Man wird darnach zugeben müssen, daß hier ein Irrtum vorliegt; es ist vollkommen unmöglich, daß auf einem so jungen Stadium (Fig. 20, V A) — angenommen *K* wäre wirklich das „carpellary leaf" — bereits das „ovular rudiment" so deutlich sichtbar ist; ganz abgesehen davon aber kann bei der bereits geschilderten peltaten Karpellanlegung eine solche Stellung des „ovular rudiment" zum „carpellary leaf" gar nicht vorkommen. Von diesem „jüngsten Stadium" nun ausgehend, gelangt Campbell zu einem „älteren" (Fig. 20, V B), dessen Entstehung er folgendermaßen schildert: „The base of the carpellary leaf extends around the base of the shoot and is confluent to some extent with it, but in no case do the two form (base of the shoot and base of the carpellary leaf) a circular ridge of uniform high and thickness as a circular carpell, upon whose inner face the ovule arises later." Campbell führt dann weiter aus, daß die vom Fruchtblatt abgewandte Seite des Achsenscheitels *o* stark wächst und ihre Spitze dabei nach dem Fruchtblattinnern zugewendet wird. Dieses Wachstum von *o* setzt sich fort, bis eine Verbindung entstanden ist zwischen den Rändern des Karpells und der Außenseite des „shoot-apex". „The two together constitute a tubular envelope extending above the shoot apex and completely enclosing it. The later has been now forced over to a horizontal position by the strong growth on one side it forms the young ovule, which is really the apex of the floral shoot." Nach Campbells Auffassung wäre der Querwulst — also die ganze Bauchseite des Karpells — nur ein Teil der Achse und als solcher vollkommen von dem Fruchtblatt selbst zu trennen. Dessen Schlauchform wäre dann erst durch sekundäre Verschmelzung von Achse und Karpell entstanden. Daß nach dieser Deutung die Samenanlage selbst die umgebildete Achsenspitze darstellt, ist klar. Auf die Unhaltbarkeit dieser ganzen Vorstellungsweise aber braucht wohl nicht noch weiter eingegangen zu werden.

b) **Althenia filiformis L.** steht Zannichellia sehr nahe. Ich konnte sie leider nicht selbst untersuchen, doch liegt darüber eine Arbeit von Prilleux (37, S. 169) vor, der auch Fig. 18, V entnommen ist. Aus ihr ist zu ersehen, daß Althenia in Karpellbau mit Zannichellia weitgehend übereinstimmt. Die Fruchtblätter — es scheinen meist zwei zu sein — besitzen typische Schlauchform, die

gegenüber Zannichellia noch dadurch gesteigert ist, daß Stiel- und Griffelzone viel stärker hervortreten.

Die Narbe stellt einen rings geschlossenen kreisrunden und trichterförmig vertieften Saum dar (Fig. 18, IV), an dem Narbenpapillen fehlen.

3. Zostereae.

Diese Unterfamilie umfaßt die Gattungen Zostera und Phyllospadix.

a) **Zostera maritima Gaertn.** Die Untersuchungen ergaben auch hier im Prinzip vollkommene Übereinstimmung mit den übrigen Potamogetonaceae. Im Vergleich zu den beschriebenen Formen stellt die Zostera-Infloreszenz eine weitgehend rück- und umgebildete Form dar. Der im Gegensatz zu den übrigen Potamogetonaceae stark abgeflachte Blütenkolben trägt nur auf der Seite, die dem Laubblatt abgekehrt ist, die Blütenorgane in Gestalt von miteinander alternierenden Staub- und Fruchtblättern. Es finden sich nirgends Spuren von Blütenhüllen oder Deckblättern. Ob es sich bei Zostera um hermaphrodite oder eingeschlechtliche Blüten handelt, ist bis heute noch nicht völlig geklärt. Neuerdings glaubt Goebel — Ascherson folgend — eher an Zwitterblüten; darnach hätten wir auf der abgeflachten Spadixoberfläche zwei miteinander alternierende Reihen von nackten Zwitterblüten, bestehend aus je einem Staub- und einem Fruchtblatt (vgl. Goebel, 20, S. 212, Fig. 191).

Über die Karpellentwicklung selbst geben bereits Grönland (19, S. 188) und Hofmeister (25, S. 128) einige Auskunft. So schreibt z. B. letzterer: „Die erste sichtbar werdende Anlage des Fruchtknotens ist ein flaches, von wenigen Zellen zusammengesetztes Wärzchen, welches bald, an Größe zunehmend, die Form eines mit der konvexen Seite der Mittellinie des Blütenstandes zugewendeten Hufeisens annimmt. Binnen kurzem schließt sich dieselbe zu einem Ringwall aus Zellgewebe.“ Nach Grönland schiebt sich das Karpellblatt ebenfalls als hufeisenförmiger Wulst aus dem Blütenkolben hervor, zuweilen auch als ein „geschlossener Kreis“. Ich habe nun bei meinen Untersuchungen an allerjüngsten Stadien stets das gleiche Verhalten gefunden, und zwar dergestalt, daß das Karpell von vornherein als rings geschlossener Kreiswall auftritt. Daß, wie Hofmeister meint, das Fruchtblatt an und für sich hufeisenförmig, also epeltat am Vegetationspunkt angelegt wird, und seine basalen Spreitenränder erst nachträglich — allerdings sehr frühzeitig — zu einem Querwulst verschmelzen, halte ich für sehr unwahrscheinlich, ich konnte es jedenfalls in keinem Stadium nachweisen.

Dagegen liegt zu Anfang der Entwicklung die der Spadixmitte zugekehrte Karpellseite, also die Seite, die dem Querwulst entspricht und auf der nach Hofmeister die freien Karpellränder liegen würden, tiefer (vgl. Fig. 21, I) als die Karpellrückenseite. Es ist daher leicht möglich, daß Hofmeisters und auch Grönlands Beobachtungen dadurch getäuscht wurden und sie den Ringwall erst auf einem älteren Stadium deutlich gesehen haben. Der Längsschnitt durch das sehr junge Stadium zeigt die im Vergleich zu den übrigen Potamogetonaceen gedrungene, fast viereckige Gestalt des Karpells und die bereits erwähnte Tatsache, daß die Karpellrückenseite dem Querwulst gegenüber im Wachstum voraus ist, der Querwulst also nicht die Karpellhöhe erreicht.

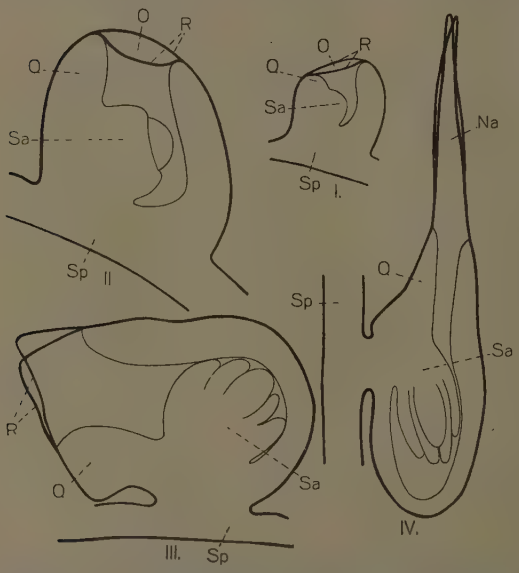

Fig. 21. I—IV: Karpellentwicklung von Zostera maritima. Karpelle jeweils durchsichtig gemacht, innere Konturen dünn ausgezogen. *Sp* Spadix, sonst Bezeichnungen wie in Fig. 17 und 18 und den folgenden.

Auffallend ist, daß sich die Samenanlage auf diesem frühesten Stadium bereits deutlich von der Querzone abhebt; sie muß also bei Zostera wesentlich früher angelegt werden als bei den übrigen Potamogetonaceen, z. B. bei Potamogeton. Im übrigen steht sie ebenfalls genau in der Mediane des Fruchtblattes. Auf einem Medianschnitt durch ein älteres Stadium (die Samenanlage hat bereits ein Integument angelegt, Fig. 21, II) beginnt das sichtbar zu werden, was Hofmeister mit den folgenden Worten ausdrückt: „Der Ringwall entwickelt sich an der dem Grunde des Kolbens zugewendeten Seite vorzugsweise rasch; er wird an dieser Stelle bauchig, während er zu einer stumpfkegelförmigen hohlen Zellmasse mit durchbohrtem Scheitel heranwächst.“ Dieses einseitige Wachstum nun dehnt sich auf die ganze Rückenfläche des Karpells aus und bewirkt, daß dasselbe seine ursprünglich zur Kolbenoberfläche

senkrechte Stellung aufgeben muß, sich immer mehr derselben zuneigt, bis es schließlich eine Drehung von 90° ausgeführt hat und jetzt mit seiner Längsachse parallel zur Spadixoberfläche steht. Während dieses Vorgangs hat die Samenanlage, die in die bauchige Karpellhöhle vorgewachsen ist, sozusagen die entgegengesetzte Wachtumsrichtung eingeschlagen. Auf Fig. 21, III sehen wir das Karpell nach Vollendung des eben beschriebenen Wachstumsvorgangs. Die Querzone liegt der Kolbenoberfläche an und man könnte bei nicht genauer Verfolgung der Entwicklungsgeschichte meinen, die Samenanlage wachse direkt aus dem Blütenkolben hervor, was scheinbar auch Hofmeisters Vorstellung gewesen ist da er die Samenanlage als Axillärknospe bezeichnet. In Wirklichkeit handelt es sich aber auch hier eindeutig um laminal-mediane Plazentation. Fig. 21, IV zeigt dann das fertige Karpell mit seiner befruchtungsfähigen Samenanlage, die wie bei den übrigen Potamogetonaceen mit zwei vollständigen Integumenten versehen ist. Die sackartige Karpellhöhlung hat sich gegen früher noch weiter vertieft. Wie bei Zannichellia und Althenia wird eine nicht unbedeutende Griffelzone ausgebildet (vgl. Fig. 22, I), welche sich als solche besonders deutlich vom Fruchtblatt abhebt.

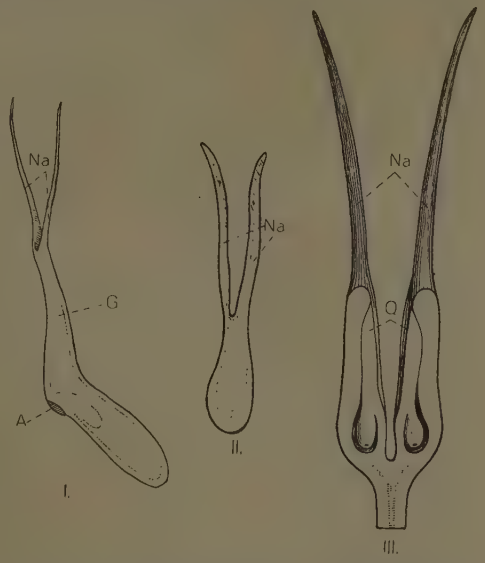

Fig. 22. I: Fertiges Karpell von Zostera maritima, halb von der Bauchseite gesehen. II: Fertiges Karpell von Phyllospadix serrulatus, von der Bauchseite oder Rückenseite aus gesehen (nach Ruprecht, stark vergrößert). III: Längsschnitt durch eine weibliche Blüte von Cymodocea isoetifolia (nach Baillon). *A* Karpellansatzstelle, *G* Griffel, *Na* Narbe.

Nach oben läuft die Griffelröhre in die Narbe aus, die hier anders ausgestaltet ist als bei den Potamogetoneae und Zannichellieae. Hatten wir bei diesen übereinstimmend feststellen können, daß sich an der Narbenbildung der gesamte Karpellumfang beteiligt, so daß ein rings geschlossener, mehr oder minder tellerförmiger Narbensaum zustande

kommt, so ist das bei Zostera insofern anders, als hier nur die seitlichen Teile des Karpellrandes zur Narbenbildung verwendet werden. Schon auf Fig. 21, III ist zu sehen, daß diese seitlichen Abschnitte zu zwei Zipfeln auswachsen. Diese strecken sich später noch stark in die Länge und bilden die zwei sich nach oben verjüngenden, langausgezogenen Narbenfortsätze (Fig. 21, IV und 22, I). Ihre Anwesenheit hat Goebel (20, S. 213) wohl zu der irrigen Auffassung verleitet, daß zwei Fruchtblätter vorhanden sind.

b) Phyllospadix serrulatus Rup. Da mir von dieser Gattung kein Untersuchungsmaterial zugänglich war, kann sich die Schilderung der Karpellverhältnisse nur auf die in der Literatur gefundenen sehr spärlichen Notizen stützen. Von dem Habitus der Infloreszenz gibt Goebel (20, S. 214) ein anschauliches Bild. Darnach ist Phyllospadix im Gegensatz zu Zostera diözisch. Die Infloreszenzachse ist wie bei Zostera stark abgeflacht.

Die weibliche Infloreszenz wird von Ruprecht (41, S. 66) folgendermaßen beschrieben: „Die Ovarien sitzen an der inneren Fläche des Spadix abwechselnd in zwei Reihen, sie sind eiförmig, länglich, gegen den Griffel zu verschmälert. Der kurze Griffel teilt sich in zwei Narbenlappen, von welchen er durch ein Gelenk getrennt ist. An dieser Stelle brechen später die Narben ab. Die Rückenseite des Karpells ist mit einem hervorstehenden Wulst versehen. Die Bauchseite ist gewölbt." Man vergleiche dazu Fig. 22, II. Aus dieser wie aus Ruprechts Beschreibung geht zur Genüge die große Ähnlichkeit zwischen den Karpellen von Zostera und Phyllospadix hervor, die sich auch auf das einseitig-sackartige Auswachsen des Karpellschlauches und auf die Plazentationsverhältnisse erstreckt. Wie ebenfalls Ruprechts Ausführungen entnommen werden kann, ist die einzige Samenanlage laminal-median an der Bauchseite des Karpells befestigt.

c) Cymodocea aequorea L. Zur Untersuchung dieser Gattung fehlte es mir ebenfalls an Gelegenheit, doch läßt sich einer Arbeit von Bornet (3, S. 5) entnehmen, daß sich auch Cymodocea in ihren Karpellverhältnissen eng an die übrigen Potamogonaceen anschließt.

Bornet gibt an Hand sehr instruktiver Zeichnungen eine lückenlose Darstellung der Karpellentwicklungsgeschichte. Die weibliche Blüte der diözischen Pflanze besteht aus zwei nackten Karpellen, die ringwallförmig, d. h. peltat angelegt werden wie bei den übrigen Potamogetonaceen. Die allerfrühesten Stadien haben in ihrem Habitus die größte Ähnlichkeit speziell mit Zostera. Im späteren Verlauf der Entwick-

lung behält aber das Karpell seine ursprüngliche Wachstumsrichtung bei und damit auch die aufrechte Stellung. Die Abbildung eines älteren Stadiums zeigt dann das gewohnte Bild, nämlich eine laminal-median inserierte Samenanlage. Ergänzungsweise wird die Plazentation auch auf einem Querschnitt Bornets deutlich (Pl. 9, Fig. 19). Bornet selbst sagt über die Stellung der Samenanlagen im Fruchtblatt: „La paroi ventrale est plus épaisse en bas qu'en haut . . . c'est cette portion épaisse de la paroi ventrale qui se transforme en ovule." Die Samenanlage bildet ebenfalls zwei vollständige Integumente aus und wendet ihre Mikropyle der Basis der Fruchtblatthöhle zu; wir haben es also auch hier mit einem „ovulum pendulum" zu tun. Das Karpell schließt seinen oberen Rand stets mit der Bildung eines leicht abgerundeten Wulstes ab, der an der Rückenseite meist in ein hornförmig gekrümmtes Anhängsel ausläuft. Auf diesem Kranze sitzt die Narbe auf, von der Bornet folgende Beschreibung gibt: „Les stigmates se présentent sous l'apparance de deux lames étroites aminces vers le haut, arrondies en dehors, creusées en dedans d'une gouttière peu profonde." Wir erkennen aus dieser Narbenbeschreibung ohne weiteres die große Ähnlichkeit mit der von Zostera, jedoch mit dem Zusatz, daß die Narbenlappen hier eine viel bedeutendere Länge erreichen, sodaß sie das fertige Karpell um etwa das 10—15fache seiner Länge übertreffen (vgl. hierzu die Verhältnisse bei Zostera und Phyllospadix).

Bei einem kurzen Rückblick auf die Karpellverhältnisse in der Familie der Potamogetonaceae wird man wohl die zu Eingang gemachte Bemerkung bestätigt finden, daß in bezug auf Karpellbau und Plazentation diese große Familie eine einheitliche, wenn nicht die geschlossenste größere Familie der Helobiae überhaupt darstellt. So haben wir gesehen, daß die Karpellanlegung in sämtlichen Gattungen übereinstimmend dem peltaten Typ folgt und auch die spätere Fruchtblattgestaltung eine durchaus einheitliche zu nennen ist; denn für sämtliche Gattungen ist die Schlauchform charakteristisch. Kleinere Variationen ergeben sich hauptsächlich durch die verschiedene Griffelgestaltung und Narbenform und nicht zuletzt durch das Verhalten der Stielzone. Diese Abweichungen, die streng an die Gattungen der einzelnen Unterfamilien gebunden sind (Potamogeton-Ruppia, Zannichellia-Althenia, Zostera-Phyllospadix) erlangen jedoch als solche keine einschneidende Bedeutung. Was die Zahl der Samenanlagen und ihre Stellung im Karpell betrifft, so haben wir auch da durchaus einheitliche Verhältnisse: Es wird in allen Gattungen eine Samenanlage angelegt, die stets laminal-median inseriert ist.

B Najadaceae.

Diese Familie besitzt in ihrem Blütenhabitus Ähnlichkeit mit Zannichellia. Jedoch ist die Najas-Blüte im Vergleich zu Zannichellia weitgehend reduziert. Die männliche Blüte besteht lediglich aus einem terminalen Staubblatt, das von einem becherartigen Perigonblatt umschlossen wird, die weibliche bei den meisten Arten nur noch aus einem nackten Karpell, das ebenfalls terminal angelegt wird und eine einzige, aus dem Achsenscheitel des Blütensprosses hervorgehende Samenanlage enthält.

Über die erste Anlage der weiblichen Blüte äußert sich Magnus, dem wir eine gründliche Darstellung verdanken (31, S. 29), folgendermaßen: „Um den Ovularhöcker erhebt sich die Hülle (Karpell), die erst allmählich und dann beträchtlich den Knospenkern überholt." Daraus geht hervor, daß die Samenanlage hier schon sehr frühzeitig angelegt wird, auf einem Stadium, wo sich das Karpell erst aus dem Gewebe des Vegetationspunktes zu sondern beginnt.

Das Karpell selbst entsteht als Ringwall und wächst auch in dieser Form weiter, sodaß es schließlich ein schlauchförmiges, tubusartiges Organ darstellt, an dessen Grunde genau in der Mitte die Samenanlage steht. Diese besitzt zwei Integumente und ist anatrop gekrümmt. Über dem Scheitel der Samenanlage ist der Karpellschlauch zu einem kurzen Griffel verengt, der bei Najas minor All. und N. graminea Del. in zwei oder drei, bei N. flexilis Rstk. et Sch. stets in vier Narbenschenkel ausläuft. Von diesen tragen nur die zwei sich gegenüberliegenden Zipfel Narbenpapillen, die beiden sich mit diesen kreuzenden sind länger ausgezogen und enden in eine scharfe Spitze, die von einer braunen Stachelzelle gebildet wird. Sie werden von Magnus als Stachelschenkel den eigentlichen Narbenschenkeln gegenübergestellt.

Wie dem Vorstehenden zu entnehmen ist, handelt es sich im Bau der weiblichen Blüte von Najas um außerordentlich vereinfachte Verhältnisse, die ihr Analogon im Bau der männlichen Blüte haben. Man muß Campbell beistimmen, wenn er sagt (8, S. 12): „The flowers of Najas represent the simplest form which an angiospermous flower can assume." Campbell nun deutet in Übereinstimmung mit anderen Autoren diesen Blütenbau als primitive Einfachheit und plädiert für eine direkte Ableitung der Monokotyledonen von gewissen Pteridophyten, wobei Formen wie Najas das Bindeglied darstellen sollen. Zu einer anderen Auffassung dagegen kommt Magnus. Er sagt: „Bei Najas scheint mir vieles dafür zu sprechen, daß wir es mit reduzierter

Einfachheit zu tun haben" (31a, S. 220). Dieser Deutung hat sich auf Grund der Untersuchung vegetativer Bauverhältnisse auch Chrysler (13, S. 178) angeschlossen: „On the whole it seems to me that the claim of primitive simplicity for Najas can not be maintained. The evidence goes to show that its structure is reduced in accordance with its aquatic habit."

Stellt man sich auf den Boden dieser Auffassung, so wird man auch für die Karpellbildung annehmen dürfen, daß sie Züge der Vereinfachung und Reduktion aufweist, welche namentlich in den Plazentationsverhältnissen zum Ausdruck kommen.

Wie wir gehört haben, geht die einzige Samenanlage hier aus dem Achsenscheitel hervor. Es scheint also „axile" Plazentation vorzuliegen, d. h. die Samenanlage in keiner direkten genetischen Beziehung zum Karpell zu stehen. Andererseits aber weist die systematische Stellung von Najas in der Verwandtschaftsreihe der Potamogetonineae, mit der auch die peltat-schlauchförmige Karpellbildung in Einklang steht, daraufhin, daß wir laminale Plazentation anzunehmen haben. Beides steht nicht in Widerspruch zueinander und auch Magnus (31, S. 38) meint, daß Najas aus einer Zannichellia-ähnlichen Ausgangsform abzuleiten ist.

Der erste Schritt der Umbildung betrifft die Zahl der Karpelle, die bei Zannichellia in Vierzahl vorhanden sind, bei Najas aber bis auf eines reduziert sind. Der Vorgang hätte seine Parallele in der Gattung Potamogeton, deren meiste Arten vier Karpelle in der Blüte besitzen, während bei P. trichoides, wie wir gesehen haben, deren Zahl fast stets auf eins herabsinkt. Dieses einzige Karpell wird ringwallförmig und, wie unsere Untersuchungen ergaben, mit großer Wahrscheinlichkeit terminal angelegt. Die Samenanlage geht hier aber nicht aus dem Achsenscheitel hervor, sondern ist eine deutlich karpelläre Bildung — anders ausgedrückt: sie entsteht erst, nachdem das Karpell als solches sich vom Vegetationspunkt gesondert hat.

Der zweite Schritt der Umbildung, der von einem Gynaeceum, wie es Potamogeton trichoides besitzt, zu Najas führt, beruht auf einer Abkürzung des Entwicklungsganges und sei an Hand der Schemata Fig. 23, I—III erläutert, von denen I etwa den Verhältnissen bei Potamogeton trichoides entspricht. Angenommen nun, die Samenanlage entstünde verfrüht, zu einer Zeit, wo sich das Karpell selbst erst unvollkommen von der Achse gesondert hat, so erhielten wir die Verhältnisse des Schemas Fig. 23, II. Und wenn schließlich die Samenanlage noch früher, gleichzeitig mit dem Karpellwall an-

gelegt wird, so muß sie, wie Schema Fig. 23, III zeigt, aus dem Gipfel der Blütenachse hervorgehen.

Schon Celakovsky (10, S. 7) hat diesen Vorgang, freilich in einem anderen Zusammenhang, klar geschildert, wenn er schreibt: „Nehmen wir den einfachen Fall an, daß nur ein Fruchtblatt am Scheitel der Blütenachse und auf diesem nur eine Samenknospe gebildet wird, so sind zwei Vorgänge der Entwicklung möglich. Der eine, und zwar der ursprünglichere, ist der, daß das Karpell schon weit entwickelt ist, schon seinen Oberteil ausgebildet hat, wenn das Ovulum aus seiner Bauchwand hervorsproßt. Im anderen Falle entsteht das Ovulum schon sehr früh, wo das Karpell eben erst sich zu bilden anfängt, und wo seine Blattbasis sich noch nicht aus der Achse erhoben hat. Infolgedessen muß das Ovulum aus dem Achsenscheitel selbst entstehen, den es gänzlich dabei verbraucht.“ Das aber ist der Fall bei Najas. Wir sehen also, daß sich deren eigenartige Plazentationsverhältnisse ungezwungen an die laminale Plazentation der übrigen Potamogetonineae anschließen lassen. Die verfrühte Anlegung der Samenanlage, die für die Umbildung verantwortlich zu machen ist, wird aus der starken Reduktion, der die Vegetations- und Blütenorgane dieser Pflanze verfallen sind, ohne weiteres verständlich. Denn schließlich handelt es sich bei allen Hemmungsbildungen um eine Abkürzung des Entwicklungsganges (vgl. Troll [50, S. 2]).

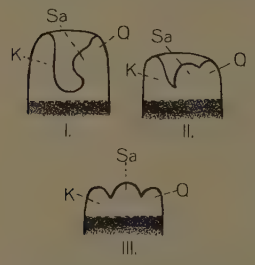

Fig. 23. I: Schematisierter Längsschnitt durch ein junges terminales Fruchtblatt von Potamogeton trichoides. III: Schematischer Längsschnitt durch ein junges Fruchtblatt von Najas. II: Hypothetische Zwischenform. *Q* Querzone der Karpellspreite. Achsengewebe getönt, sonstige Erläuterungen im Text.

C. Lilaeaceae.

Diese Familie besteht nur aus der einzigen Gattung Lilaea, die selbst wieder nur eine einzige Art, die in den Anden Nord-, Mittel- und Südamerikas verbreitete L. subulata H. B. K. umfaßt. Geeignetes Untersuchungsmaterial stand mir nicht zur Verfügung, so daß ich mich hier an die Arbeiten von Hieronymus (22 und 23), Schumann (42, S. 186) und Campbell (9, S. 1) halten muß. In diesen ist auch der Gesamtaufbau der Pflanze, die Infloreszenz- und Blütenentwicklung behandelt.

Hinsichtlich der systematischen Stellung von Lilaea bestehen in der Literatur verschiedene Ansichten. Während sie Buchenau (7, S. 17) als äußerst reduzierte Form bei den Scheuchzeriaceen angliedert,

treten Schumann (42, S. 199) und Campbell (9, S. 25) für ihre Verwandtschaft mit den Potamogetonineae bzw. den Najadaceen ein. Dieser Auffassung haben auch wir uns angeschlossen, da sie gerade im Karpellbau und in den Plazentationsverhältnissen eine wesentliche Stütze findet.

Die Entwicklungsgeschichte der Blüte, von der uns hier namentlich die Karpellentwicklung interessiert, wurde von Campbell untersucht. Aus seinen Ausführungen geht deutlich die außerordentliche Ähnlichkeit des Karpellbaues von Lilaea mit dem von Najas hervor: „The central ovular rudiment[1]) is enclosed by a cup-shaped envelope arising from the growth of the surrounding tissue, and this body, the carpel, which is formed precisely as in Naias, is probably to be considered as a foliar member"; „ . . . the growth of the carpell is rapid; it soon grows up beyond the top of the ovule, and the margins, which at first are quite free, so that the carpel forms an open cup, approach and finally meet, the ovary-cavity thus becoming completely closed."

In der Ausbildung der Griffelzone verhalten sich die Blüten an der Basis der Infloreszenz verschieden von den oberen. Während an ersteren der Griffel eine Länge von 14 cm erreichen kann, bleibt er an den höher entspringenden Blüten kurz bzw. fehlt ganz. In der Narbenbildung dagegen besteht kein Unterschied. Abweichend von Najas wird sie nicht in Form scharf abgesetzter Narbenschenkel entwickelt, vielmehr beteiligt sich an ihrer Bildung der ganze Umfang des Karpellschlauchs, der sich leicht trichterförmig erweitert und auf der Oberseite eine große Zahl von Narbenpapillen trägt.

Alles in allem zeigt sich, daß in der Karpellentwicklung Lilaea dem Verhalten von Najas sehr nahekommt. Es liegt kein Grund vor, die Verhältnisse anders zu deuten als dort. So dürfte also auch hier der axil-zentrale Ursprung der Samenanlage aus laminaler Plazentation abzuleiten sein.

Kurze Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

1. In sämtlichen Familien der Helobien wird ein apokarpes Gynaeceum ausgebildet, dessen Aufbau allerdings teilweise durch die Beteiligung der Blütenachse modifiziert wird. Diese bildet entweder eine periphere Hülle um das Gynaeceum, der die Karpelle auf der Innenseite ansitzen (Hydrocharitaceae) oder sie wächst im Zentrum des Gynaeceums empor und bildet eine Columella, der die Fruchtblätter zentral ansitzen (Limnocharis, Triglochin, Scheuchzeria).

1) Gemeint ist das Primordium der Samenanlage.

2. Die Karpelle werden sowohl peltat wie epeltat angelegt. Peltate Karpelle besitzen die Potamogetonineae; bei den Alismatineae und Aponogetonineae sind die Karpelle epeltat.
3. Interessant ist der Dimorphismus der Karpelle in der Gattung Triglochin, besonders bei T. palustris, wo nur die drei Karpelle des inneren Kreises Samenanlagen und Narben ausbilden, die drei Glieder des äußeren Karpellkreises dagegen steril und narbenlos sind. Vor allem entwickeln letztere keine Karpellhöhlung, so daß man hier von „soliden Karpellen" sprechen kann.
4. Stielung der Karpelle begegnet uns bei Zannichellia, Althenia und Ruppia. Doch kommen bei letzterer die Stiele erst im Verlaufe der Fruchtentwicklung zur Ausbildung. Bei den Arten der Gattung Potamogeton ist an den Karpellen ebenfalls eine undeutliche Stielzone vorhanden, jedoch erfährt diese im Verlaufe der Karpellentwicklung keine Verlängerung. Die Analyse des Stielbaues läßt wegen der starken Reduktion des Leitsystems keine sicheren Schlüsse zu; doch weist die runde Querschnittsform auf unifazialen Bau hin, wie er bei der Schlauchform der Karpelle zu erwarten ist.
5. Hinsichtlich der Narbenbildung sind besonders die Potamogetonineae von Interesse. In der Gattung Potamogeton nämlich, und in verstärktem Maße bei Zannichellia und Althenia, beteiligt sich der ganze Umfang des Karpellrandes an der Narbenbildung, während bei anderen Formen (z. B. Cymodocea, Zostera und Phyllospadix) lediglich die seitlichen Randpartien des Karpellschlauchs zu Narbenästen auswachsen.
6. In der Unterreihe der Potamogetonineae finden sich Formen, bei denen das Gynaeceum auf ein einziges terminales Karpell reduziert ist (Najas, Lilaea). Einen Übergang hierzu bildet Potamogeton trichoides, wo die Karpelle manchmal in Zweizahl, meist jedoch in Einzahl und wahrscheinlich terminaler Stellung auftreten.
7. Was die Stellung der Samenanlagen am Karpell anlangt, so findet sich bei den Helobien sowohl der marginale wie der laminale Typ der Plazentation. Ersterer liegt den Plazentationsverhältnissen der Aponogetonineae zugrunde, letzterer ist allgemein verbreitet bei den Alismatineae und Potamogetonineae.
8. Bei Aponogeton stehen die Samenanlagen ursprünglich deutlich marginal. Später werden sie, wenigstens teilweise, durch das mit dem Achsenscheitel sich gemeinsam vollziehende Wachstum des Karpellgrundes scheinbar auf die Blütenachse verlagert. Der Vorgang kann auch zum Verständnis der Plazentationsverhältnisse von

Triglochin herangezogen werden, wo nur eine Samenanlage vorhanden ist, die scheinbar unabhängig von den Rändern des Karpells aus dessen Grunde hervorgeht.

9. Bei den Butomaceen und Hydrocharitaceen herrscht laminal-laterale Plazentation. Die Samenanlagen sind in größerer Zahl vorhanden. Auch bei den Alismataceen folgt die Plazentation dem laminalen Typ. Jedoch ist hier — von der Gattung Damasonium abgesehen — nur eine einzige Samenanlage vorhanden, die laminal-median entsteht.
10. In der Gattung Damasonium werden die Samenanlagen in verschiedener Zahl ausgebildet. In Mehrzahl sind sie bei D. polyspermum vorhanden, in Zweizahl bei D. alisma (= D. stellatum). D. californicum besitzt nach den Angaben in der Literatur nur eine einzige Samenanlage von derselben Stellung wie bei den zweisamigen Formen und wie bei Alisma. Die Plazentationsverhältnisse bei D. polyspermum lassen sich auf den laminal-lateralen Typ mit zwei Reihen alternierender Samenanlagen zu beiden Seiten der Karpellmediane — wie es auch bei Hydrocharitaceen (Enhalus, Stratiotes) vorkommt — zurückführen. Keinesfalls stehen die Samenanlagen hier marginal an der Bauchnaht.
11. Bei den Potamogetonaceen haben wir durchweg laminal-mediane Plazentation. Die einzige Samenanlage geht aus der Mediane der Querzone des Karpellschlauchs hervor. Dieser Plazentationsmodus hat sich auch für Zostera nachweisen lassen.
12. In den Gattungen Najas und Lilaea geht die Samenanlage aus dem Scheitel des Blütenvegetationspunktes hervor, während der Karpellschlauch unter ihr als Ringwall entsteht. Wir haben hier also scheinbar „axile“ Plazentation. In Wirklichkeit handelt es sich jedoch um Verhältnisse, die sich von der laminal-medianen Plazentation der übrigen Potamogetonineae ableiten. Da nur ein Karpell vorhanden ist und die Samenanlage verfrüht entsteht, d. h. zu einer Zeit, wo auch das Karpell erst im Entstehen begriffen ist, muß zwangsläufig der Achsenscheitel zu ihrer Bildung herangezogen werden.

Anhang.

Die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Ranales und Helobiae.

In diesem Anhang sollen Karpellbau und Plazentationsverhältnisse der Helobien für ihre Anschlußmöglichkeiten an die Polycarpicae ausgewertet werden. Daß für den Anschluß der Helobiae an das System der Dikotylen nur die Polycarpicae in Frage kommen, ist schon

häufig erörtert und bestätigt worden und bedarf hier keiner weiteren Beweise mehr. Schwieriger aber und bis heute noch nicht geklärt ist die Frage des engeren Anschlusses. So sind nach der Auffassung von Buchenau, R. von Wettstein, Miß Sargant, Holmgren u. a. die Ranunculaceen bzw. deren Vorläufer als die direkten Ahnen der Helobiae und damit der Monokotyledonen anzusehen; nach Henslow, Nitschke, Suessenguth wären es die Nymphaeaceae. Die Ceratophyllaceae scheint man in diesem Zusammenhang vergessen zu haben.

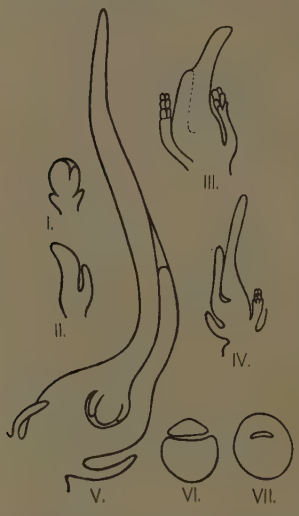

Fig. 24. I, II, III und V: Entwicklung des Gynaeceums von Cerathophyllum demersum an Hand von medianen Längsschnitten nach de Klercker. IV, VI und VII: Entwicklung des Gynaeceums von Ceratophyllum submersum nach Strasburger. IV Medianer Längsschnitt, VI Querschnitt durch die Narbenregion, VII Querschnitt durch die Griffelregion.

Für eine eingehende Darstellung der Beziehungen zwischen Helobien und Nymphaeaceen fehlt es derzeit noch an einer exakten Bearbeitung der Morphologie des Nymphaeaceen-Gynaeceums. Es kann aber auf die laminal-laterale Plazentation verwiesen werden, die sich sowohl bei den Alismatineae wie bei den Nymphaeaceen (Nymphaea, Nuphar, Victoria u. a.) findet. Der laminal-mediane Plazentationsmodus der Potamogetonineae kehrt bei Ceratophyllum wieder, wie aus den entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen von de Klercker (27a, S. 12) und Strasburger (44, S. 481) entnommen werden kann, denen auch die Figuren der Fig. 24 entstammen. De Klercker zwar deutet in das Ceratophyllum-Gynaeceum zwei Karpelle hinein, es besteht aber kaum ein Zweifel, daß jene Autoren, die wie Eichler für den Aufbau des Gynaeceums aus einem Karpell eintreten, im Recht sind, nur ist so wenig wie bei Potamogeton eine Bauchnaht vorhanden; das Karpell ist vielmehr schlauchförmig und bringt die Samenanlage laminal aus der Mediane der Querzone hervor.

An dieser Stelle sollen nur die von den eingangs genannten Autoren vermuteten Zusammenhänge zwischen den Helobien und Ranunculaceen auf Grund des Karpellbaues und der Plazentationsverhältnisse kritisch geprüft werden. Es wird sich dabei zeigen, daß nicht wirkliche, sondern nur scheinbare Ähnlichkeiten vorliegen, also Parallelbildungen,

die zur Begründung verwandtschaftlicher Zusammenhänge nicht herangezogen werden können. Das gilt zunächst für jene Formen der Ranunculaceen, die wie Helleborus, Aconitum, Delphinium und andere mehrsamige Balgfrüchte besitzen, die man mit denen der Butomaceen vergleichen könnte. Die Karpelle der Butomaceen werden epeltat angelegt und behalten diese Form auch später bei, wenn auf ihrer Fläche, also laminal, die Samenanlagen gebildet werden. Von ihnen unterscheiden sich die balgfrüchtigen Ranunculaceen nicht nur in der marginal-lateralen Plazentation, sondern auch im Karpellbau.

Wie bereits Celakovsky (11, S. 21) gezeigt hat, sind die Karpelle der genannten Ranunculaceen peltater Natur, d. h. sie werden wie Schildblätter angelegt. Nur wird der Schildblattcharakter durch das starke Hervortreten der Blütenachse schon auf den Primordialstadien verwischt. Troll (49, S. 302) spricht hier deshalb von Karpellen mit latenter Peltation, solchen also, die wie die epeltaten Karpelle der Butomaceen aussehen, ursprünglich aber peltat angelegt werden, wie die deutlich schlauchförmigen Karpelle anderer Ranunculaceen. Daß dies tatsächlich zutrifft, kann das Verhalten des Delphinium unmittelbar verwandten, mit ihm sogar in eine Gattung vereinigten Genus Consolida beweisen. Die Zahl der Karpelle ist hier von drei bei Delphinium auf eins reduziert. Das einzige Karpell steht im Zentrum der Blüte und braucht zu seiner Bildung den Achsenscheitel auf. Es entwickelt sich also völlig frei und wir sehen denn auch, daß es auf frühen Stadien die Gestalt eines peltaten Blattorgans aufweist (Fig. 25, I). Auch auf dem älteren Stadium Fig. 25, II ist die basale Querzone Q noch zu erkennen. Stellt man sich vor, daß die Karpellbasis bis an den Rand der Querzone in das Achsengewebe eingesenkt ist, so ergibt sich ein Karpell mit latenter Peltation, wie es Delphinium, Helleborus und andere besitzen.

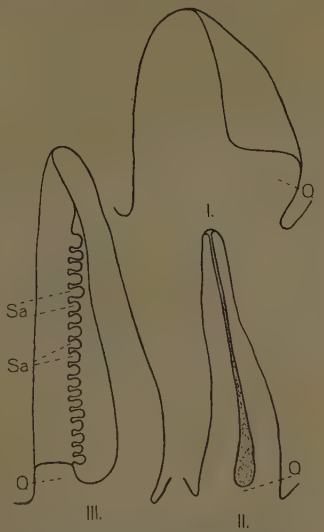

Fig. 25. Karpellentwicklung von Consolida ajacis. I und III: Mediane Längsschnitte, bei I Samenanlagen noch nicht angelegt, bei III Samenanlagen bereits sichtbar. II: Karpell in Vorderansicht. *Q* Querzone, *Sa* Samenanlage.

Auf die Ähnlichkeit des Karpellbaues der schließfrüchtigen Ranunculaceen, besonders von Formen wie Ranunculus, Myosurus und anderen, mit dem der Alismataceen hat wohl zuerst Buchenau (7a, S. 66) hingewiesen. Sie ist in der Tat bei oberflächlicher Betrachtung verblüffend. Aber auch hierbei liegt lediglich eine Konvergenz, eine Parallelbildung vor und keine organisationstypische Übereinstimmung; denn die Karpelle der Alismataceen sind epeltat, die der betreffenden Ranunculaceen peltat. Die Ähnlichkeit zwischen den beiderlei Formen wird dadurch hervorgerufen, daß bei Ranunculus die Querzone der Karpelle sehr stark reduziert ist, so daß die an ihr median inserierte Samenanlage aus dem Grunde der Karpellspreite bzw. der Blütenachse zu entspringen scheint. Man vergleiche dazu außer Warming (51, S. 183) und Celakovsky (10, S. 22) die Ausführungen bei Troll (49, S. 302).

Wir können diese vergleichenden Betrachtungen abschließend dahin zusammenfassen, daß Karpellbau und Plazentation nicht als positive Momente für den Anschluß der Helobiae, speziell der Alismatineae, an die Ranunculaceen in Frage kommen können. Auch die Befunde Nitschkes (34), der die Embryosackentwicklung vergleichend untersuchte, weisen nach dieser Richtung und legen zusammen mit anatomischen Vergleichsmomenten den Anschluß der Helobiae an die Nymphaeaceae nahe.

Zum Schlusse ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. W. Troll, herzlichsten Dank zu sagen für seine unermüdliche Hilfe und seine bewährten Ratschläge, mit denen er mir bei meiner Arbeit stets zur Seite stand.

Literaturverzeichnis.

1. Ascherson, P. und Graebner, P., Potamogetonaceae. Das Pflanzenreich, herausgg. von A. Engler, IV, 11. Leipzig 1907.
2. Bentham, G. and Hooker, J. O., Genera Plantarum. 3. London 1880.
3. Bornet, E., Recherches sur le Phycagrostis major Carol. Annal. d. sciences nat., 5. série, t. I, 5, 1864.
4. Buchenau, F., Über die Blütenentwicklung von Alisma und Butomus. Flora 40, 243, 1857.
5. — Über die Richtung der Samenknospe bei den Alismaceen. Jahrb. f. wiss. Bot., herausgg. v. Pringsheim 7, 26. 1869—70.
6. — Index criticor. Butom. Alism. Juncagin. Abh. nat. Ver. Bremen, II, 10, 1868 und 482, 1871.
6a. — Nachträge zu den im 1. u. 2. Bd. dieser Abhandlungen veröff. kritischen Zusammenstellungen der bis jetzt beschriebenen Butom. Alismat. und Juncagin Abh. nat. Ver. Bremen, II, 482, 1871.

7. Buchenau, F., Scheuchzeriaceae. Das Pflanzenreich, herausgg. v. A. Engler, IV, 14. Leipzig 1903.
7a. — Alismataceae. Das Pflanzenreich, IV, 15. Leipzig 1903.
7b. — Butomaceae. Das Pflanzenreich, IV, 16. Leipzig 1903.
8. Campbell, O. H., Morphological study of Najas and Zannichellia. Contributions of Biology, XI. San Francisco 1897.
9. — Development of flower and embryo in Lilaea. Annals of Botany, XII, 1, 1898.
10. Čelakovský, L. J., Über die Plazenten der Angiospermen nebst einer Theorie des antithetischen Generationswechsels der Pflanzen. Sitz.-Ber. d. königl. böhm. Ges. d. Wissensch., I. Prag 1899.
11. — Vergleichende Darstellung der Plazenten in den Fruchtknoten der Phanerogamen. Abh. d. Böhm. Ges. Wissensch., 6. Folge. Prag 1876.
12. Cordemoy, J., Organogénie des Triglochin, Adansonia, III, 12, 1862.
13. Chrysler, M. A., The structure and relationship of the Potamogetonaceae and allied families. The Botanical Gazette, 44, 161, 1907.
14. Eames, A. J., The vascular anatomy of the flower with refutation of the theory of carpel polymorphism. American Journal of Botany, XVIII, 147—188, 1931.
15. Eichler, A. W., Blütendiagramme. I. Teil. Leipzig 1875.
16. Endlicher, St., Genera plantarum, I., 229, 1836—1840.
17. Engler, A., Die systematische Anordnung der Monokotyledonen. Kgl. Preuß. Akademie d. Wissensch., 11, 1892.
17a — Syllabus der Pflanzenfamilien. 9. u. 10. Aufl. Berlin 1924.
18. Graves, A. H., The Morphology of Ruppia maritima. New Haven (Connecticut) 1908.
19. Grönland, J., Beiträge zur Kenntnis von Zostera marina L. Bot. Zeitg. 9, 185, 1851.
20. v. Goebel, K., Blütenbildung und Sproßgestaltung. Zweiter Ergänzungsband zur Organographie der Pflanzen. Jena 1931
21. Hegelmaier, F., Über die Entwicklung der Blütenteile von Potamogeton. Bot. Zeitg. 52, 280, 1870.
22. Hieronymus, G., Über Lilaea subulata. H. B. K. Sitz.-Ber. d. Ges. naturf. Freunde zu Berlin, 112. Berlin 1878.
23. — Lilaea subulata. Monographie. Actas de la Academia national de Cincias en Córdoba, Tome IV, Buenos-Aires 1882.
24. Hill, T. G., Structure and development of Triglochin. Annals of Botany, XIV, 83, 1900.
25. Hofmeister, W., Zur Entwicklungsgeschichte der Zosterablüte. Bot. Zeitg. 10, 121, 1852.
26. Horn, P., Blütenbau von Scheuchzeria. Archiv d. Ver. d. Freunde f. Naturgeschichte, Mecklenburg, XXIX, 161, 1875.
26a. — Kenntnis der Triglochinblüte. Archiv d. Ver. d. Freunde f. Naturgeschichte, Mecklenburg, XXX, 120, 1876.
27. Janchen, E., Neuere Forschungsergebnisse über die Abstammung der Monokotyledonen. Mitteil. d. Nat. Ver. der Universität Wien, 1914, 12.
27a. de Klercker, J. E., Sur l'anatomie et le développement de Ceratophyllum. Bihang till K. Svenska Vet. Handl., Bd. 9, Nr. 10, 10. Stockholm 1885.

28. Krause, K., Aponogetonaceae. Das Pflanzenreich, IV, 13. Leipzig 1906.
29. Kunth, C. S., Enumeratio Plantarum, 3, 112—167. Stuttgart und Tübingen 1841.
30. Lotsy, J. P., Vorträge über botanische Stammesgeschichte. Lehrbuch der Pflanzensystematik, 3. Bd. Jena 1911.
31. Magnus, P., Beiträge zur Kenntnis der Gattung Najas. Berlin 1871.
31a. — Über die Gattung Najas. Ber. D. Bot. Ges. XII, 214, 1894.
32. Micheli, M., Alismaceae, Butomaceae, Juncaginaceae. De Candolle, Monographiae Phanerogamarum 3, S. 7, Paris 1881.
33. Murbeck, S., Über die Embryologie von Ruppia rostellata Koch. K. Sv. Vet.-Akad. Handl. 36, 1, 1902.
34. Nitzschke, J., Beiträge zur Phylogenie der Monokotyledonen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. XII, 1914.
35. Payer, J. B., Traité d'organogénie comparée de la fleur. Paris 1857.
36. Planchon, J. E., Sur le genre Aponogeton et sur les affinités naturelles. Annales des sciences natur., 3. sér., t. I, 107, 1844.
37. Prillieux, M. E., Recherches sur la végétation et la structure de l'Althenia filiformis Petit. Annales des sciences natur., 5. sér., t. II, 169, 1864.
38. Rendle, A. B., Najadaceae. Das Pflanzenreich, IV, 12. Leipzig 1901.
39. Riede, W., Untersuchungen über Wasserpflanzen. Flora, 114, 1, 1920.
40. Ronte, H., Beiträge zur Kenntnis der Blütengestaltung einiger Tropenpflanzen. Flora 74, 492, 1891.
41. Ruprecht, J, F., Phyllospadix. Mémoires de l'Académie de St. Pétersbourg, VI. série, tome IX, II, 58. Petersburg 1855.
41a. Salisbury, D. S. C., Floral constitution in the Helobiales. Annals of Botany XL, 419, 1926.
42. Schumann, K., Morphologische Studien I, 119. Leipzig 1892.
43. Serguéeff, M., Contribution à la morphologie et biologie des Aponogetonacées. Diss., Genf 1907.
44. Strasburger, E., Ein Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum und phylogenetische Erörterungen. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 37, 3, 1902.
45. Suessenguth, K., Beiträge zur Frage des systematischen Anschlusses der Monokotyledonen. Beih. Bot. Zentralbl., 38, Abt. II, 1, 1921.
46. Troll, W., Zur Auffassung des parakarpen Gynaeceums und des coenokarpen Gynaeceums überhaupt. Planta VI, 255, 1928.
47. — Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums, I. Über das Gynaeceum der Hydrocharitaceen. Planta XIV, 1, 1931.
48. — Beiträge zur Morphologie des Gynaeceums, II. Über das Gynaeceum von Limnocharis Humb. et Bonpl. Planta XVII, 454, 1932.
49. — Morphologie der schildförmigen Blätter. Planta XVII, 153, 1932.
50. — Morphologie der Pflanzen. Handwörterb. d. Naturw., 2. Aufl., Bd. 7, Jena 1932.
51. Warming, M. E., De L'ovule. Annales des sciences natur., 6. série, tome 5, 176, 1878.
52. v. Wettstein, R., Handbuch der systematischen Botanik. III. Aufl. Leipzig und Wien 1924.

Regenerationsvorgänge bei Griffithsia Schousboei.

Von **Karl Höfler**, Wien.

Mit 6 Abbildungen im Text.

Über Wundheilung und Reproduktion bei Algen liegt eine umfangreiche Literatur vor. Am öftesten und am eingehendsten sind wohl die Siphoneen untersucht worden, die mit Vaucheria, Bryopsis, Valonia die klassischen Objekte für das Studium der Regeneration der Zelle liefern (ältere Lit.[1]) bei Oltmanns 1923, III, S. 78 und Küster 1925, S. 160; — Haberlandt 1929, Jost 1929); doch auch auf die Rotalgen beziehen sich zahlreiche Untersuchungen (Berthold 1882, Oltmanns 1892, Küster 1899, Tobler 1902—1906 u. a.). Wenn ich die folgende Beobachtungsreihe mitteile, so geschieht dies nicht in der Absicht, das vorhandene Material um eine Nummer zu mehren, sondern um auf einige ganz bestimmte Züge im Reproduktionsvermögen der im Titel genannten Rotalge hinzuweisen, die mir näherer Verfolgung wert erscheinen.

Meine Methodik bestand darin, durch kurzes Einlegen der Griffithsia-Rasen in Süßwasser einzelne Zellen zum Platzen, zur „Plasmoptyse" zu bringen, worauf nach der Rücküberführung in Seewasser die überlebenden Nachbarzellen sich anschickten, durch Prolifikation die entstandenen Lücken wieder auszufüllen.

Vorerst ein paar Worte über das Objekt. Die Arten der Gattung Griffithsia stellen bekanntlich derbe, gabelig verzweigte Zellfäden oder Zellketten aus sehr großen, oft mit bloßem Auge sichtbaren Zellen dar. In der Vielkernigkeit der Zellen liegt eine Analogie zu den Siphonocladiales (Cladophora usw.) unter den Grünalgen. Bei Griffithsia Schousboei Mont.[2]) sind die Fäden oft etwas sparrig und manchmal so reich verzweigt, daß üppige Pflänzchen halbkugelige bis fast kugelige

1) Hanstein (1880), Schmitz (1879), Berthold (1882), Noll (1888, 1897), Klemm (1894), Küster (1899a, b), Janse (1890, 1906), Winkler (1900), Prowazek (1901, 1907), Figdor (1910), Nichols (1922) u. a.

2) Abbildung bei Zanardini, photograph. Habitusbild bei Funk (1927, Taf. XVI., Fig. 3d).

Rasen bilden; die 0,4—1 mm dicken Zellen sind tonnenförmig aufgeblasen, $1^1/_2$—4mal so lang als breit, die unteren mehr zylindrisch, die oberen oval und oft deutlich keulig oder birnartig nach oben verbreitert, die obersten, jüngsten kugelig. An Tetrasporenpflanzen, mit denen ich mehrfach arbeitete, tragen die oberen Zellen Wirtel kleiner, kurzer Hüllästchen, unter welchen die Tetrasporangien auf kurzen Stielchen sitzen (vgl. Hauck, S. 92). In Neapel findet sich die Art reichlich vom Oktober bis zum Mai (vgl. Funk 1927, S. 464) und sie zählt zum besten Versuchsmaterial des an der Zoologischen Station arbeitenden Physiologen. Schon Tobler (1906), der sich mit der Alge eingehend beschäftigt hat, hebt ihr hohes Reproduktionsvermögen und ihr besonders lebhaftes Wachstum hervor (1906, S. 573).

Zuerst hat wohl Massart bei einer Griffithsia-Art (G. setacea) Prolifikationen ins Innere toter Zellen von seiten der Nachbarzellen beobachtet; er sagt (1898, S. 7): „. . . la cellule sous-jacente à la cellule lésée pousse un prolongement dans la cavité de cette dernière. Lorsqu'une cellule meurt dans la continuité d'un filament, les deux voisines s'acroissent à la fois et se rencontrent environ à mi-chemin. Je n'ai pas pu étudier en détail ce phénomène."

Tobler (1902, 1904, S. 573) beobachtete in seinen Kulturen von G. Schousboei einen Zerfall der Thalli in Einzelzellen oder kleinere oder größere Zellkomplexe. Diese produzierten an ihrem frei gewordenen Ende dann wieder neue Anlagen, anfangs typische Sprosse, die aber nach Bildung von 1—3 Zellen oft in schmale, hellere Rhizoiden übergingen. Auch wenn der Zerfall bis zur Isolierung von Einzelzellen fortgeschritten war, so waren diese meist lebensfähig und wuchsen in weniger als 24 Stunden am basalen Ende zu Rhizoiden, später auch am apikalen Ende zu sich verzweigenden, schlanken Sprossen aus, wobei also die Polarität deutlich zum Ausdruck kam. Child (1917) beschreibt ähnliche Erscheinungen für Griffithsia Bornetiana und hebt hervor, daß der Zerfall von der Spitze beginnt und von der apikalen Region basalwärts fortschreitet. Ein Teil der isolierten Zellen bleibt am Leben und entwickelt neue Zellen oder Zellreihen, doch sowohl am ursprünglich apikalen, als am basalen Zellpol. —

Ich hatte während meiner Neapeler Aufenthalte in den Jahren 1929/30 Gelegenheit, dauernd zahlreiche Meeresalgen in Kultur zu halten und erfahrungsmäßig die physiologischen Bedürfnisse der einzelnen Arten kennenzulernen. Unsere Griffithsia Schousboei zählt zu den empfindlicheren Arten. Hielt ich sie ohne Sorgfalt in den

von der Seewasserleitung durchströmten Algenbecken der Station, so beobachtete ich vielfach den von Tobler geschilderten Zerfall der Thalli in Stücke. Derselbe stellt offenbar eine Reaktion der Pflanzen auf ungünstige Lebensverhältnisse dar, doch läßt sich, wie Oltmanns (1923, Bd. III, S. 157) hervorhebt, noch nicht sagen, welcher Faktor dabei ausschlaggebend ist. — Auffällig war mir das starke Sauerstoffbedürfnis der Art: Oft sah ich, wenn frisches Material in tieferen Glaszylindern untergebracht wurde, nach einiger Zeit in allen Rasen die Zellen von einer gewissen Tiefe abwärts abgestorben und in bekannter Weise trüb gelbrot verfärbt, während alle Sproßteile über jener Niveaufläche noch lebten — offenbar im Zusammenhang mit der von der Wasseroberfläche rasch absinkenden O-Tension[1]). — Ich hielt daher die Algen in reinem Seewasser vom Standort in mäßig tiefen Schalen, wobei jeder Rasen mit einem Überschuß von Wasser versorgt wurde. Besonnung ist zu vermeiden, mäßig helles, diffuses Tageslicht ist günstig. Die Algen assimilieren und produzieren auch bei mäßiger Belichtung lebhaft Gasbläschen. Absterben oder Zerfall der Thalli in Zellen trat (zumindest innerhalb einiger Wochen) nicht ein.

Ich habe meine Versuchspflanzen an den nordexponierten Hafenwänden des „Porto Rendel" selbst eingesammelt, sie mit der Hand behutsam aus 20—60 cm Tiefe von der Unterlage losgelöst, in großen Gläsern im reinen Standortswasser eingebracht, sie dann in der Station von Tieren usw. sorgsam gereinigt und in runde Glasschalen mit flachem Boden von etwa 15 cm Durchmesser mit etwa 3—5 cm hoher Wasserschicht verteilt.

* * *

Oft hatte ich wahrgenommen, daß mitten in den gliederkettenförmigen Ästen einzelne Zellen durch Tierfraß oder sonstige Ursachen getötet waren und daß die oberen Zellen durch Prolifikation die Lücke überbrückten und den Zusammenhang mit den unteren wieder herstellten.

Den Anlaß, die regenerativen Fähigkeiten der Art näher zu untersuchen, gaben mir aber erst gewisse Beobachtungen, die ich beim Studium des „Hypotonietodes" der Rotalgen sammelte.

Bringt man zellige oder fädige Rotalgen in Süßwasser, so sterben die meisten — nicht alle — Arten in wenigen Minuten ab (vgl. Höfler 1931). Dabei erfolgt der Zelltod nach dreierlei Haupttypen:

1) So hielten z. B. die am 10. April 1930 eingesammelten, im Seewasser der Stationsleitung aufgestellten Vorratsrasen 3 Tage lang gut, am 4. waren von allen Ballen die unteren Teile von 5 cm unter der Wasseroberfläche abwärts tot.

1. Der Protoplast stirbt ab ohne wesentliche mechanische Lageveränderungen seiner Teile. Oft blähen sich die Chromatophoren kugelig auf und entlassen dann ihren Farbstoff, der in den Zellsaft übertritt. Auf der Fluoreszenz der wässerigen Lösung des in die Vakuole geratenen Phycoerythrinfarbstoffes beruht der Farbenumschlag sterbender Rotalgen von klarem „Florideenrot" in trübes Gelbrot oder Mennigrot.

2. Es platzt in den Zellen die Vakuolenwandung und die roten Plastiden der wandständigen Plasmaschicht wirbeln durcheinander und in den Zellsaft hinein. Erst nachher entlassen sie ihren roten Farbstoff. Die Zellmembranen bleiben dabei unversehrt (Beispiel: Nitophyllum punctatum).

3. Oder die Zellen selber platzen im Süßwasser infolge des gesteigerten Innendruckes und leeren ihren Inhalt nach außen, es erfolgt eine echte, osmotische Plasmoptyse[1]).

Dieser letzte, physikalisch leichtest verständliche Fall ist übrigens gar nicht so häufig, wie man erwarten möchte. Musterbeispiele dafür liefern Bornetia (Ulehla 1926) und unsere Griffithsia Schousboei. Die beiden Algen verhalten sich dabei aber in einem Punkt wesentlich verschieden: Bei G. Schousboei [und ebenso bei G. opuntioides[2])] unterbleibt nach dem Tode das Aufquellen der Zellmembranen, das bei Bornetia stets erfolgt und dort bis zu extremer Dickenzunahme, ja bis zum Verschwinden der Zellumina führen kann.

Ich brachte Griffithsia-Rasen für wenige Minuten in eine Schale mit Süßwasser[3]). Sobald ein gewisser, nicht zu großer Teil der Zellen geplatzt war, brachte ich die Rasen zurück in Seewasser und überließ sie hier unter günstigen Bedingungen sich selbst. Die Zellen, die die Süßwasserbehandlung überstanden hatten, blieben auch weiterhin am Leben und die Pflanzen produzierten lebhaft Gasbläschen und sahen sogar besonders frisch und kräftig aus.

1) Näheres über Plasmoptyse bei Küster (1929, S. 85f.). Holdheides 1930, 1931) Untersuchungen, durch welche die Plasmoptyse in den Vordergrund des physiologischen Interesses rückt, waren zur Zeit meiner Beobachtungen noch nicht erschienen.

2) Vgl. Höfler 1930. Gegen Plasmolyse ist Griffithsia Schousboei ebenso empfindlich oder noch empfindlicher als Griffithsia opuntioides. Plasmolyse stärkeren Grades wirkt auf die Zellen unbedingt tödlich; nur ganz schwache Grenzplasmolyse, die in den Fadenzellen in 1,5fach konz. Neapeler Seewasser eintritt, wird eine Zeitlang vertragen. (Die Gefrierpunkterniedrigung des ursprüngl. Seew. liegt um 2,25°).

3) Es war Leitungswasser aus der neuen Neapeler Wasserleitung (Acqua di Serino) von gleicher Temperatur und sehr ähnlichem pH (7,8—8) wie das Seewasser.

Beobachtete ich nun solche Pflänzchen in ihren Schalen 2 bis 3 Tage nach dem Süßwasserbad aufs neue, so fand ich, daß so gut wie alle Zellen, die basalwärts an eine Lücke grenzen, in diese hinein Schläuche getrieben hatten. Der Regenerationsprozeß setzt also mit der Ausbildung solcher schlauchförmiger Fortsätze ein. Ich will dieselben im folgenden als „Regenerationsschläuche" bezeichnen.

Den einfachsten Fall gibt Fig. 1 wieder. Nach 21 Stunden haben hier die Zellen in die toten Nachbarn zylindrische Fortsätze entwickelt, die basal gerichtet sind. Die Breite der Schläuche beträgt gewöhnlich ein Viertel bis ein Drittel von der Breite der austreibenden Zellen, sie sind von Chromatophoren rosa gefärbt. — Fig. 3 stellt einen solchen Schlauch dar, der durch eine geplatzte Zelle hindurchgewachsen ist und sein Ziel, den Scheitel der nächstunteren gesunden Zelle bereits erreicht hat. Er ist genau am Scheitel aufgetroffen, an dem Punkt also, wo normalerweise die bekannten breiten Tüpfelverbindungen der Rotalgenprotoplaste sich befinden. Wir sehen in Fig. 3, daß auch bereits eine Verdickung der Schlauchzelle eingetreten ist. Diese schreitet in der Folge weiter fort und der Schlauch gestaltet sich zu einer Gliederzelle von normalem Aussehen. Die Schlauchbildung führt also hier zur Herstellung des alten Zustandes, zu einer vollständigen, echten Restitution.

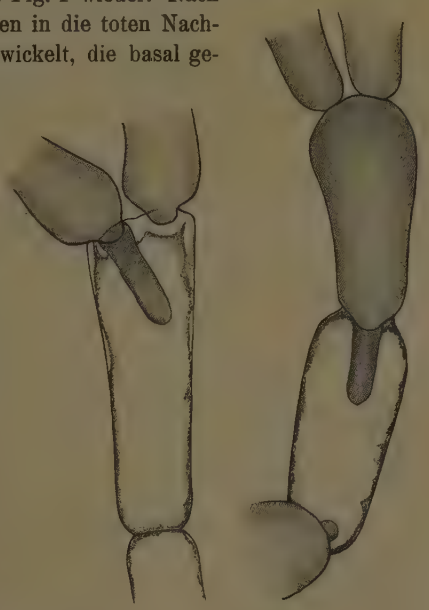

Fig. 1. Fig. 2.

Fig. 1 und 2. Griffithsia Schousboei, junge Regenerationsschläuche[1]).

Solche völlige Wiederherstellung, die den verletzten Organismus in jeder Beziehung auf den alten Stand zurückbringt, ist bekanntlich

1) Herr Dr. Hermann Germ hat die Abbildungen nach von Herrn Prof. Serino-Neapel mit dem Zeichenprisma entworfenen Skizzen (Fig. 1, 2, 3, 5) oder nach Handskizzen meiner Protokolle (Fig. 4, 6) gezeichnet. Ich danke ihm hierfür herzlich.

im allgemeinen recht selten (Goebel 1902, S. 386, Küster 1925, S. 156, Jost, S. 148); unter den Grünalgen liefern gute Beispiele die Siphoneen Bryopsis (Winkler) und Dasycladus (Figdor). Viel häufiger ist Regeneration durch Neubildung, wobei die durch die Verwundung zerstörten Anteile des Organismus durch funktionell gleichwertige, aber gestaltlich mehr oder minder verschiedene Produkte ersetzt werden. Auch regenerative Schlauchbildungen bei anderen Algen tragen, wie mir scheint, gewöhnlich den Charakter solcher Neubildungen (vgl. Wildeman's [1899] Beobachtungen an Trentepohlia, Küster [1899], Prowacek [1907]). So überbrückt Cladophora vielfach tote Zellücken durch Schläuche, die den Rhizoiden ähnlich sind, aber im Inneren der leeren Zellgehäuse wachsen; solche Schläuche, in Einzahl oder in Mehrzahl nebeneinander in einer Zelle, sah ich z. B. oft bei Cladophora prolifera, doch scheint dort kein nachträgliches Wachstum bis zur ursprünglichen Zelldicke zu führen. Von anderen Rotalgen kenne ich u. a. von Heterosiphonia coccinea (aus England) aus meinen Wiener Kulturen die Bildung rhizoidartiger Fäden, die tote Zellumina durchwachsen; sie bleiben aber schmal (z. B. 28 μ bei einer Breite der ursprünglichen Fadenzellen von 130—140 μ) und werden durch Querteilung zu vielzelligen Gebilden.

Fig. 3. Die Restitution der geplatzten Zelle ist weiter vorgeschritten.

All das sind bloße Ersatzbildungen. Im Gegensatz dazu gibt uns die Restitution plasmoptytisch gesprengter Zellen bei Griffithsia Schousboei ein Schulbeispiel echter Zell-Restitution aus dem Bereich der Rotalgen.

* * *

Ich habe den zeitlichen Verlauf der Plasmoptyse in Süßwasser und die Regenerationsvorgänge gleicher Griffithsia-Sprosse nach verschieden langer Süßwasserbehandlung verfolgt.

Eine kräftige, aus frisch gesammeltem Material ausgewählte Tetrasporenpflanze kam am 10. April 1930 um 15^h14 in Süßwasser. Nach $1^1/_2$—2 Min. verfärbten sich nur die kleinen Zellen der Hüllästchen der fertilen Wirtel, während die großen Fadenzellen selbst noch unverändert waren. Nach 3—$3^1/_2$ Min. platzten die ersten großen Glieder-

zellen mit explosionsartigem Ruck, wobei die ganzen Sprosse jedesmal zurückschnellten. Nach 4 Min. wurden die Stöße häufiger, nach 5 Min. platzte fast jede Sekunde eine Zelle. Jetzt zeigten sich auch die ersten trüben Zellen, die, ohne zu platzen, einen Hypotonietod (nach Typus 1, vgl. oben S. 334) erlitten hatten. Nach 6 Min. war außer allen Hüllästchen auch etwa ein Zehntel der großen Zellen verfärbt. Das Platzen der unverfärbten ging übrigens weiter. Nach 8½ Min. war von den nicht geplatzten die Hälfte verfärbt, nach 10 Min. etwa $^2/_3$, nach 18 Min. etwa $^9/_{10}$, nach 28 Min. etwa 95 %. Bei der Revision des Präparates nach $1^1/_2$ Stunden war alles tot bis auf die letzte Zelle.

Als zeitlich erste sichtbare Schädigung tritt also Plasmoptyse ein, erst etwas später folgt in einem Teil der Zellen der Hypotonietod ohne Zersprengung. Solche verfärbte Zellen können natürlich keine Plasmoptyse mehr erleiden, weil die Voraussetzung dazu, die Semipermeabilität des Protoplasmas, nicht mehr besteht. Holdheide (1931) hat ja seither an Hydrodictyon gezeigt, daß Plasmoptyse nur in lebenden Zellen möglich ist und daher in gewissen Grenzen wie die Plasmolyse eine Lebensreaktion darstellt.

Ich versuchte festzustellen, ob das Süßwasser und die dadurch bewirkte Turgorsteigerung schon in den ersten Minuten, ehe es zum Platzen kommt, bereits schädlich auf die Zellen wirkt. 13 große Sproßstücke aus einem und demselben Kugelrasen wurden verschieden (10 Sek. bis 10 Min.) lang in Leitungswasser getaucht und sodann in je eine Schale mit Seewasser zurückgebracht und unter günstigen Bedingungen weiter kultiviert. Am folgenden Tag und wieder nach 4 Tagen wurden die Sprosse untersucht, wobei es sich am besten bewährte, sie in großen, flachen Uhrgläschen aus den Kulturschalen zu heben und nach der mikroskopischen Prüfung, die bei bis 80facher Vergrößerung erfolgte, behutsam dahin zurückzubringen. Nach 4 Tagen ergab sich folgendes Bild.

Aufenthalt in Süßwasser	Nach 4-tägiger Kultur in Seewasser:
10 Sek. 20 „ 30 „ 45 „ 1 Min. $1^1/_2$ „	Alle Zellen leben, auch die Wirtelzellen und Tetrasporen. Die Tetrasporen beginnen teilweise auszufallen.
2 „	Desgleichen, — nur an der Basis 1 Zelle tot und durchwachsen; außerdem ein paar rote, rhizoidartige Fäden ausgewachsen.

Aufenthalt in Süßwasser	Nach 4-tägiger Kultur in Seewasser:
$2^1/_2$ Min.	Alle Fadenzellen und die meisten Wirtelzellen leben.
3 „	Alle Fadenzellen leben, Wirtelzellen zum Teil tot (leer oder abgefallen).
4 „	Einzelne Fadenzellen tot, diese alle schon durchwachsen von einem oder mehreren Schläuchen (vgl. Fig. 5, die nach 6 Tagen nach einer Zelle dieses Präparates gezeichnet ist).
5 „	Manche Fadenzellen tot, glatt durchwachsen (von den Tetrasporen ein Teil lebendig, Mehrzahl tot).
$7^1/_2$ „	Viele Zellen tot; wo lebende angrenzen, Schlauchbildnng. Nach dem 1. Tag waren verfärbte und geplatzte, leere Zellen noch gut zu unterscheiden (Tetrasporen jetzt alle tot, grünlich).
10 „	Etwa ein Viertel der Zellen lebend und voll turgeszent, mit Schlauchbildung, drei Viertel tot; auch die anfangs verfärbten (nicht gesprengten) jetzt nach 4 Tagen leer.

Kurze Süßwasserbehandlung, die noch nicht zum Platzen führt, hat also auch keinerlei schädliche Nachwirkung, zumindest in den großen Fadenzellen. Bei mittellanger Behandlung gehen, wie erwähnt, auch einige der nichtplatzenden Zellen unter Verfärbung zugrunde; alle, die nicht schon im Wasser abgestorben waren, bleiben aber weiter im Seewasser am Leben. Nur im 10 Min.-Präparat sind vielleicht nachträglich noch weitere Zellen abgestorben.

Derartige Reihenversuche bieten nun die willkommene Möglichkeit, Präparate herzustellen, in denen gewisse, stetig abzustufende Prozentsätze der Fadenzellen getötet sind, während alle übrigen vollkräftig leben. Man erhält dabei entweder zwischen den intakten Zellen nur geplatzte, leere oder einerseits solche, andererseits tote Zellen mit unverletzter Wand. Aus den ersteren wird bei der Plasmoptyse der Inhalt ausgestoßen und der Rest beim Wasserwechsel weggespült, so daß chemische Beeinflussung seitens der nekrotischen Protoplaste ausgeschaltet ist oder weitgehend zurücktritt. Lebende, gesunde Zellen sind dann nur durch leere Lücken getrennt. — Setzt nun an einem solchen Thallus die Reproduktion dennoch mit voller Lebhaftigkeit ein, so weist das darauf hin, „daß bei der Regeneration nicht die Verwundung als solche in erster Linie in Betracht kommt, sondern die Aufhebung des Zusammenhangs mit anderen Organen", woraus hervorgeht, daß die Regenerationserscheinungen durch Korrelationen bedingt sind (Goebel 1905, S. 390).

Um bloß Plasmoptysen in manchen Zellen, aber noch keine durch Hypotonietod ohne solche abgestorbenen Zellen zu erhalten, hat sich bei meinem Material eine Süßwasserbehandlung in der Dauer von 4 Min. als besonders günstig erwiesen. —

Am 15. April wurden mit schönen, frischgesammelten Rasen vier neue derartige Versuche eingeleitet, ein weiteres Präparat wurde 6 Min. gebadet. Die gelben Wirtelchen erschienen diesmal nach 3 Min.; nach $3^1/_2$ Min. wurde das Platzen einzelner Fadenglieder deutlich. Die Temperatur war $16^1/_2$—17° C. Ich habe in dieser Reihe auch auf die Polaritätsverhältnisse mein Augenmerk gerichtet.

Bereits nach 21 Stunden waren überall wachsende Schläuche zu sehen. Fig. 1 und 2 sind um diese Zeit gezeichnet. Allgemein waren die jungen Schläuche in typischer Weise von den oberen Zellen getrieben worden[1]). Die unteren Zellen zeigten nur da und dort am Scheitel kleine Stummel. Darin scheint eine gewisse, den Zellen innewohnende Polarität zum Ausdruck zu kommen. Eine solche ist ja bei Griffithsia nachgewiesen (Tobler 1906).

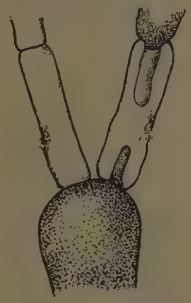

Fig. 4. Apikaler Schlauch nur in der Zelle rechts ausgebildet. Vgl. Text.

Auch sonst habe ich bei der Durchsicht zahlreicher Präparate alle an Lücken grenzenden Zellen mit basalen Schläuchen ausgestattet gefunden, während nur in einem Teil der Lücken auch apikale Schläuche vorhanden sind. Beiderseits isolierte Zellen entwickeln ihre Regenerationsschläuche nach unten zu. Eine Ausnahme von diesem Verhalten beobachtete ich bei einem lange (10 Min.) gebadeten Präparat, wo der Großteil der Zellen getötet war und nur etwa ein Viertel der Zellen noch lebte, die ganz isoliert waren oder in kleinen isolierten Zellgruppen beisammen lagen. Auch hier hatten nach 6tägiger Kultur fast alle nach unten freien Zellen basalwärts Schläuche entwickelt, nur in einem Fall hatte eine Zelle, die nach unten auf weite Strecke isoliert, nach oben aber nur durch eine Zelle von einer Gruppe aus drei lebenden getrennt war, keinen basalen Schlauch gebildet, sondern dafür einen Wirtel kleinerer Schläuche am apikalen Ende. Der Schlauch von oben her war übrigens zur Zeit der Beobachtung schon bis an die Zelle herangewachsen und saß mit leicht angeschwollenem Ende ihrem

1) Der Zeitpunkt, wann die Abtrennung der Schlauchzellen von den Mutterzellen erfolgt, bleibt festzustellen.

Scheitel an, der Wirtel der kleinen Zellen war an der Spitze leicht hakig einwärts zum heranwachsenden Schlauch hingekrümmt.

In am 18. April eingeleiteten Regenerationsversuchen, worin ich durch 4 Min. und durch 6. Min. mit Süßwasser behandelte Sprosse in reinem, filtriertem Hochseewasser kultivierte, hatten viele der basalen Schläuche schon nach 24 Stunden ihr Ziel, den basalen Zellscheitel, erreicht. Die Skizze in Fig. 4 zeigt rechts eine leere Zelle oberhalb einer Verzweigung mit zwei Schläuchen, von denen der größere von oben, der kürzere von unten kommt; im Seitenzweig links sind die zwei untersten Zellen tot: Nur dort hat die basale Tragzelle nach aufwärts einen Schlauch getrieben, wo von oben her ein Schlauch bereits entgegenwuchs.

Mag in all diesen Fällen auch die den Zellen innewohnende Polarität bei dem bevorzugten Austreiben der basalen Zellenden eine Hauptrolle spielen, so lassen gerade die selteneren Vorkommnisse wie das zuletzt beschriebene doch auch an kompliziertere Reaktionsweisen[1]) denken. Es fällt vom Standpunkt biologischer Betrachtungsweise — die für einen Augenblick erlaubt sein mag — nicht schwer, sich die Sache so vorzustellen, daß der obere, durch die entstandene Lücke isolierte Zellkomplex vor allem darauf angewiesen ist, den Zusammenhang nach unten wieder herzustellen, der für seinen Weiterbestand Bedingung ist. Sicherlich trägt ja Griffithsia scharf ausgeprägt den Charakter einer vielzelligen Pflanze, keineswegs den eines Zoenobiums selbständig lebensfähiger Zellen, wie etwa der Faden von Spirogyra; Korrelationen mannigfacher Art sind zweifellos vorhanden. — Dem entspricht vielleicht die Reaktionsweise, die wir ausgebildet finden, daß die oberen Zellen regelmäßiger und rascher austreiben als die unter den Lücken gelegenen. Ob etwa die apikalen Schläuche der unteren Zellen überhaupt nur dann

1) Child (1917) beschreibt für Griffithsia Bornetiana die Regenerationsvorgänge, die an den isolierten Zellen auftreten, in welche der Thallus bei der Kultur zerfällt (vgl. oben S. 332). Neue Zellen oder Zellreihen entstehen dort oft auch vom ursprünglich basalen Zellpol, Rhizoiden vielfach vom apikalen Pol oder irgendwo seitlich an den Zellen. Die ursprüngliche Polarität wird also an den isolierten Zellen oft umgekehrt. — Child vermutet Beziehungen der Polaritätsänderung zur Umkehr des „Emfindlichkeits-Gradienten“ (susceptibility-gradient), die er in seiner interessanten Abhandlung nachweist: Im natürlichen Zustand sind die apikalen (jüngsten) Zellen für schädigende Einflüsse wie O-Mangel, n/100 oder n/50 KCN, hohe Temperatur am empfindlichsten und sterben am frühesten ab. Werden die Algen 24 Stunden luftfrei in enge Fläschchen eingeschlossen, so kehrt der Gradient sich um; die jungen Zellen (von der zweiten unter der Scheitelzelle an) überleben jetzt bei nachfolgender KCN-Behandlung die älteren.

entwickelt werden, wenn die basalen Schläuche von oben her ihnen bereits entgegenwachsen, bleibt festzustellen. Ob in Fällen einseitiger Anschlußmöglichkeiten nach oben die basale Schlauchbildung unterbleibt und durch apikale ersetzt werden kann, wird durch eigens darauf gerichtete Experimente (für die sich vielleicht die moderne mikrochirurgische Methodik heranziehen lassen wird) zu entscheiden sein.

* * *

Weiter ist noch der recht häufigen Fälle zu gedenken, in denen die lebenden Zellen nach der basalen Lücke hin mehrere Regenerationsschläuche zur Ausbildung bringen.

Es handelt sich da um „Prolifikationen", wobei die Alge zum Ersatz des entrissenen Teiles nicht eine, sondern mehrere Neubildungen hervorsprießen läßt (vgl. Küster 1899, S. 149) — um „überschreitende Regeneration" im Sinne Prowazeks (1907, S. 746). Die Entwicklung von zwei Schläuchen ist bei Griffithsia etwas recht Gewöhnliches. Beide können getrennt aus der Mutterzelle entspringen oder am Grund ein Stück weit vereinigt sein, so daß sie zwei lange Schenkel einer Zelle darstellen.

Fig. 5. Drei Schläuche. Der mittlere, der den Scheitel der unteren Zelle erreicht hat, ist bereits leicht verdickt.

Fig. 5 veranschaulicht einen Fall, in dem eine Zelle an der Basis drei Schläuche getrieben hat. Der Sproß war 4 Min. in Süßwasser behandelt, nachher 6 Tage kultiviert. Nur einer von den Schläuchen hat genau den Scheitel der unteren Zelle erreicht. Dieser Schlauch erscheint bereits verdickt. Er wird weiter zur neuen Zelle heranwachsen. Der zweite, s-förmig gekrümmte Schlauch hat sein Ziel verfehlt, er biegt an der Spitze winkelig nach dem Zellscheitel hin um. Der dritte, bogig gekrümmte Schlauch legt sich der Zelle zwar an, ist aber nicht zur Verwachsung gelangt. Eine solche ist eben allem Anschein nach nur am Scheitel selbst, dem Ort der ursprünglichen Tüpfelkanäle möglich [1]).

1) Was für ein Schicksal die überzählig gebildeten Schläuche bei längerer Kultur haben, bleibt zu untersuchen. — In älteren Präparaten sah ich bei vorgeschrittener Regeneration oft auch zwei Schläuche am Grunde festgewachsen und miteinander verschmolzen.

Solche Beobachtungen weisen darauf hin, daß die Regenerationsschläuche bei ihrem Wachstum oder in gewissen Phasen desselben tropistische Bewegungen ausführen; wir können wohl vermuten, daß sie vermittels einer chemotropischen Reaktion ihrem Ziel zuwachsen. Fälle, wie der beschriebene, machen ferner deutlich, daß sich der zweite Reaktionsschritt, das Wachstum der Schläuche in die Dicke, erst dann einstellt, wenn ein Schlauch den Scheitel der Zelle, an die der Anschluß gesucht wird, erreicht hat. Vielleicht diffundiert von den freigelegten apikalen Polen der lebenden Zellen irgendeine Substanz, die richtungsbestimmend auf die wachsenden Schläuche wirkt.

Fig. 6. Der Regenerationsschlauch kehrt um, sucht den Weg ins Freie und wächst nach einer lebenden Zelle eines anderen Zweiges.

Einen besonders interessanten Fall des Wachstumsverlaufes zeigt endlich Fig. 6. Die Skizze stellt überlebende Zellen aus einem 10 Min. gebadeten Präparat nach 6tägiger Kultur dar. Unter der oberen lebenden Zelle war hier eine Lücke von zwei Zellen vorhanden, wovon die nächste, obere plasmoptytisch geplatzt und leer, die untere nachträglich abgestorben und daher noch mit unversehrter Membran umkleidet war. Der Schlauch wuchs durch die erste Zelle abwärts bis gegen die Basis. In die tote Zelle kann er nicht hinein. Der Schlauch kehrt nun um und wächst zurück bis an seine Mutterzelle. Dort biegt er, ohne festzuwachsen, um, wächst durch ein Loch aus der geplatzten Zelle heraus und wächst dann weiter hinüber zu einer lebenden Zelle eines anderen Zweiges, die er tatsächlich genau an ihrem Scheitel erreicht! — Schläuche, die bei ähnlicher Situation eine Zelle durchwachsen haben und an der undurchgängigen Zellwand der nächsten, toten stillehalten und umbiegen, fanden sich mehrfach im Präparat.

Die Griffithsia-Schläuche können also ganz merkwürdige Wachstumsbewegungen ausführen, die man wohl als „Suchbewegungen“ bezeichnen möchte, wenn dieser Ausdruck nicht anders vergeben wäre. Den Anschluß an lebende Zellen herzustellen, ist die Aufgabe der Schläuche, und ihre Fähigkeit, sie zu erfüllen, erscheint in hellem Licht. Vorkommnisse wie das geschilderte müssen erkennen lassen, daß sich das Reaktionsvermögen der Schläuche mit der Ausführung einfacher chemotropischer Bewegungen wohl noch nicht erschöpft. Vielleicht wird das anfängliche Wachstum nach unten durch (inhärente) Polarität, die

Auffindung des Zellscheitels durch Chemotropismus bestimmt, während schon die Umkehr-Reaktion vorläufig schwer zu deuten ist.

Ich mußte die Versuche abbrechen, als ich Neapel anfangs Mai 1930 verließ, und hatte seither noch nicht wieder Gelegenheit, sie weiter zu führen. Aus den Beobachtungen, die in manchen Punkten der Ergänzung noch bedürftig sind, ergibt sich vorläufig folgendes Bild:

Bringt man in den Griffithsia-Pflänzchen durch kurze Süßwasserbehandlung einzelne Zellen zum Platzen, so lassen alsbald die lebenden Nachbarzellen von oben her, später manchmal auch von unten Schläuche hervorsprießen.

Diese Regenerationsschläuche sind Organe von hohem Reaktionsvermögen. Sie führen Wachstumsbewegungen aus, die entstandenen Lücken zu überbrücken. Die basal gerichteten wachsen auf den Scheitel der unteren, lebenden Zellen zu (1. Schritt), vermutlich auf Grund einer chemotropischen Reaktion; ist der Punkt der ursprünglichen apikalen Tüpfelverbindung erreicht, so wachsen sie dort fest (2. Schritt), wachsen alsdann in die Dicke (3. Schritt) und restituieren die verlorene Zelle.

Wird dieser normale Verlauf auf irgendeine Weise behindert, z. B. durch das Hindernis einer unpassierbaren Zellquerwand, so biegen die Schläuche aus, ja sie kehren in einzelnen Zellen um und führen eigenartige Wachstumsbewegungen (die näherer Analyse erst noch bedürfen) aus, um den Anschluß an irgendeine andere Zelle zu finden.

Der Ausfall von Zellen oder Thallusteilen durch Tierfraß oder Verwundung ist ein Reiz, der die Griffithsia-Pflanze im normalen Leben zweifellos oftmals trifft. Die Ausfüllung der Lücke ist dann Bedingung für den Weiterbestand des Individuums, resp. seiner von der Sproßbasis isolierten Teile. Wir lernen in den Regenerationsschläuchen Organe kennen, die, mit besonderem Reaktionsvermögen ausgestattet, bestimmt sind, die Kontinuität der Pflanze wieder herzustellen.

Literaturnachweis.

Berthold, G., 1882, Pringsheims Jahrb., **13**, 569.
Child, C. M., 1917, Biol. Bull., **32**, 213.
Figdor, W., 1910, Ber. d. d. bot. Ges., **28**, 224.
Funk, G., 1927, Pubbl. Stazione Zool. di Napoli, **7**, Supplemento.
Goebel, K. v., 1902, Flora, **92**, 385.
— 1905, Flora, **95**, 384.
Haberlandt, G., 1929, Sitzungsber. preuß. Akad. Wiss., phys. math. Kl., 1929, XXII.

Hanstein, J., 1880, Hansteins bot. Abh., IV.
Hauck, F., 1885, Rabenhorsts Kryptogamen-Flora, Bd. 2.
Höfler, K., 1930, Zeitschr. f. Bot., **23**, 570.
— 1931, Österr. bot. Zeitschr., **80**, 51.
Holdheide, W., 1930, Biol. Zentralblatt, **50**, 706.
— 1931, Planta, **15**, 244.
Janse, J. M., 1906, Pringsheims Jahrb., **92**, 394.
Jost, L., 1923, Pflanzenphysiologie, IV. Aufl., Bd. 2.
— 1929, Protoplasma, **7**, 1.
Klemm, P., 1894, Flora, **78**, 19.
Küster, E, 1899a, Flora, **86**, 143.
— 1899b, Ber. d. d. bot. Ges., **17**, 77.
— 1925, Pathologische Planzenanatomie, 3. Aufl.
— 1929, Pathologie des Protoplasmas. Protoplasma-Monographien Bd. 3. Berlin.
Massart, J., 1898, Mém. Cour. Acad. roy. de Belgique, **57**.
Nichols, S. P., 1922, Amer. Journ. of Bot., **9**, 18.
Noll, F., 1888, Arb. Bot. Inst., Würzburg, **3**, 466.
— 1897, Sitzungsber. niederrh. Ges., Bonn, 125.
Oltmanns, Fr., 1892, Pringsheims Jahrb., **23**, 349.
— 1923, Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl., Bd. 3. Jena.
Prowazek, S., 1901, Biol. Zentralbl., **21**, 87.
— 1907, ebenda, **27**, 737.
Schmitz, F., 1879, Festschr. naturforsch. Ges., Halle, 275.
Tobler, F., 1902, Ber. d. d. bot. Ges., **20**, 351.
— 1903, ebenda, **21**, 291.
— 1904, Pringsheims Jahrb., **39**, 527.
— 1906, ebenda, **42**, 461.
Ulehla, V., 1926, Planta, **2**, 618.
Wildemann, E. de, 1899, Mém. Cour. Acad. roy. de Belgique, **58**.
Winkler, H., 1900, Pringsheims Jahrb., **35**, 449.
Zanardini, G., 1860/76, Iconographia Phycologica Adriatica.

Über die Cephalodien der Flechten.

(2. Beitrag.)

Von Dr. **Albert Kaule** (Coburg).

Einleitung.

Vor 3 Jahren veröffentlichte ich in dieser Zeitschrift eine Abhandlung (Kaule 1931) über die Cephalodien der Flechten. Es sollte damals die Cephalodienfrage unter Berücksichtigung möglichst aller bisher in der Literatur darüber erschienenen Arbeiten und Hinweise zusammenfassend behandelt und durch einige eigene Beiträge aufs neue beleuchtet werden[1]). Wenn ich nun nochmals zu dieser Frage die Feder ergreife, so geschieht es aus zweierlei Gründen. Erstens sind mir damals einige Arbeiten, die bemerkenswerte Hinweise auf die Cephalodien bringen, entgangen; und zweitens sind seither zwei neue Abhandlungen erschienen, die zu meiner Arbeit Stellung nehmen, die aber unter Umständen dazu führen können, die weitere Behandlung dieser Frage auf ein unrichtiges Geleise zu bringen. So will ich mich im 1. Teil meiner Ausführungen mit einer neuen Arbeit über die Cephalodien bei Peltidea aphthosa (Darbishire 1932) befassen, im 2. Teil mit einer solchen über die Cephalodien bei Lobaria amplissima (Tobler 1932). Der 3. Teil soll Erörterungen über die ernährungsphysiologische Bedeutung der Cephalodien (Frage der Stickstoffassimilation) gewidmet sein, im 4. Teil endlich seien noch einige allgemeine Bemerkungen zur Cephalodienfrage angefügt.

1. Die Cephalodien von Peltidea aphthosa (L.) Hoffm.

Diese Cephalodien wurden von Goebel (1926a u. 1928) — ebenso wie auch schon von älteren Flechtenforschern[2]) — als eine Art Gallen-

1) Bei dieser Gelegenheit seien zwei dort stehengebliebene Druckfehler berichtigt. Auf S. 6, Z. 4 v. u. lies „wurde" statt „wurden"; und auf S. 17, Z. 16 v. o. ist „man" zu streichen!

2) Vgl. Kaule 1931, S. 3. Sogar Forssell, der sonst die Cephalodien als organische Flechtenbestandteile ansieht, erkennt in manchen Fällen die feindliche Wirkung des Cephalodiums auf den Mutterthallus (zit. a. a. O. S. 6).

bildung aufgefaßt, die — durch parasitierende Blaualgen verursacht — dem ursprünglichen Flechtenkörper aufliegen, von ihrer Unterseite aus Hyphen in den Mutterthallus hinabsenden und diesen verdrängen bzw. zerstören (und zwar sowohl dessen Pilzhyphen wie auch dessen Grünalgen). Goebel prägte dafür die Bezeichnung „Haustorialgallen". Es würde sich hierbei also um eine antagonistische Symbiose einerseits der Blaualgen enthaltenden, andererseits der Grünalgen enthaltenden Thallusteile handeln, wobei sogar die Hyphen ein und desselben Pilzes in eine Gegensätzlichkeit zueinander geraten. — Darbishire (1927b u. 1932) bestreitet auf Grund seiner Untersuchungen das Vorhandensein von Hyphen, die von der Cephalodienunterseite aus in den Mutterthallus eindringen; alle Hyphen, die die Verbindung zwischen beiden Teilen herstellen, seien vom Thallus nach oben gewachsen und trügen damit zur Vergrößerung des Cephalodiums bei. Von dieser Annahme ausgehend leugnet er überhaupt eine Gegensätzlichkeit zwischen Cephalodium und Thallus, es handele sich dabei einfach um einen Thallus mit zweierlei Algen, die sich gegenseitig ergänzten.

Ich selbst glaubte (1931), bei meinen Untersuchungen die von Goebel angegebenen abwärtsführenden Cephalodienhyphen bestätigen zu müssen. Leider war es mir — infolge beruflicher Verhinderung — nicht möglich, weitere Beobachtungen in dieser Richtung anzustellen; ich kann also auch jetzt nicht über neue eigene Untersuchungen zur Bekräftigung meiner damaligen Ergebnisse berichten. Es dürfte jedoch auch schwer sein, über diese Frage zu einer völlig befriedigenden Verständigung zu gelangen, da der verwickelte Hyphenverlauf meist schwer zu entwirren und über den Ursprung dieses oder jenes Pilzfadens wohl eine verschiedene Auffassung möglich ist. Eine Beweisführung auf mikrophotographischem Wege ist nicht angängig wegen der Dicke der Präparate und der Notwendigkeit einer veränderlichen Einstellung der Bildebene zur Verfolgung der Pilzfäden. Ein um so größeres Gewicht ist den übrigen Beobachtungen beizumessen, die uns eine Aufklärung über das Verhältnis des Cephalodiums zur Flechte bringen können. Selbst wenn die Tatsache, daß alle Verbindungshyphen zwischen Thallus und Cephalodium von der Oberrinde des ersteren ihren Ausgang genommen hätten, endgültig nachgewiesen wäre, so wäre damit noch lange kein Beweis geliefert gegen die Gallennatur dieser Gebilde; es wäre damit noch nicht bewiesen, daß die Cephalodien organische Flechtenbestandteile sein müssen. Auch das Gewebe aller anderen Gallen, z. B. der Insektengallen bei höheren Pflanzen, wird ja durch die Zellen der Mutterpflanze aufgebaut, und doch findet eine Schädigung oder mindestens

eine gewisse Benachteiligung des Gallenträgers zugunsten des Gallenerregers statt. Auch die vom Thallus in das Cephalodium hineingewachsenen Hyphen könnten die schädigende Wirkung des Cephalodiums auf den Flechtenkörper zurückübertragen. Eine solche Schädigung läßt sich aber doch wohl nicht bestreiten.

Darbishire (1932) gibt neuerdings eine anschauliche Schilderung der Cephalodienentwicklung bei Peltidea, gegen welche — soweit sie die Cephalodien selbst betrifft — wohl keinerlei Einwendungen zu machen sind. Über die Vorgänge im Thallus unterhalb der größeren Cephalodien aber gehen unsere Anschauungen auseinander. Darbishire betrachtet das völlige Verschwinden von normaler Thallusrinde und Gonidienschicht nicht als eine Schädigung der Flechte. Vergegenwärtigen wir uns jedoch noch einmal die jederzeit beobachtbaren Tatsachen.

Das festgefügte Gewebe der Thallusrinde lockert sich allmählich unter dem Cephalodium (vgl. Darbishire, a. a. O. Taf. VII, Fig. 7 u. 8), es verschwindet als solches immer mehr, bis schließlich keine Spur mehr davon festzustellen ist. Die normale Thallusrinde hat also wirklich ein „Loch" bekommen[1]). Ob nun dieser Vorgang bewirkt wird durch ein selbständiges Auseinanderweichen der Rindenzellen (Darbishire, a. a. O, S. 180) oder ob dabei Hyphen, welche vom Cephalodium sekundär nach unten wachsen, eine gewisse Rolle spielen — die Ursache liegt auf jeden Fall in der Anwesenheit des Cephalodiums, von dort muß der Anreiz zur Umwandlung ausgehen. Schon 1931 (auf S. 8) habe ich darauf hingewiesen, daß wir es nicht mit einer einfachen mechanischen Zerreißung der Thallusrinde zu tun haben, wenn natürlich auch da und dort kleine Druck- und Zugwirkungen entstehen und mitspielen können.

Aber nicht nur die Thallusrinde, auch die Gonidienschicht der Flechte verschwindet allmählich vollständig, nachdem sie vorher schon immer dünner geworden war. Was kann die Ursache sein? Eine Abschwächung des Lichtes mag die Grünalgen etwas in ihrer Vermehrung hemmen, aber doch wohl nicht zum Verschwinden bringen. Wassermangel (Darbishire 1932, S. 180 u. 182) dafür verantwortlich zu machen, halte ich auch nicht für richtig, da bei Zufuhr vom Boden her[2]) die Grünalgen ihren Bedarf decken können, ohne vom darüberliegenden Cephalodium gehindert zu sein. Ein Grund könnte im Ver-

1) Ich trage im Gegensatz zu Darbishire (a. a. O. S. 180) kein Bedenken, hierbei auch weiterhin von einem wirklichen „Loch" zu sprechen.

2) Darbishire (1926, S. 738) läßt diese Art der Wasserversorgung für Peltigera fast allein gelten.

schwinden der Thallusrinde liegen, denn dadurch werden ja die Grünalgen wenigstens teilweise der ihnen zusagenden Lebensbedingungen beraubt, welche ihnen innerhalb der Flechte, unter dem Schutze der Rinde, ein ungestörtes und kräftiges Wachstum ermöglichen. Aber auch der umgekehrte Fall wäre denkbar, nämlich daß das Verschwinden der Gonidienzone die Veranlassung zur Auflösung der Oberrinde wäre, da ja Moreau (1919) am Beispiel von Peltigeraceen gezeigt hat, daß die Ausbildung des Rindengewebes an das Vorhandensein der Algenschicht gebunden ist. Wie dem aber auch sei — ob die Rinde zuerst schwindet oder die Gonidienschicht oder beide gleichzeitig — wiederum ist das Cephalodium letzte Ursache dafür, daß auch die normale Algenzone der Flechte ein „Loch" bekommt. Und der Vergleich mit den Verhältnissen bei den Cephalodien anderer Flechtenarten hat mich zu der Annahme geführt, daß es sich hierbei um eine unmittelbare Auswirkung der Cephalodienbildung handelt, daß die Cephalodien gewissermaßen um sich her eine Zone schaffen, in der die Grünalgen nicht zu gedeihen vermögen.

Was geschieht nun endlich mit der untersten Schicht der Flechte, mit dem Mark? Ein markähnliches Geflecht erfüllt ja unter älteren Cephalodien die ganze Höhe der Flechte bis zur Unterseite des Cephalodiums, nimmt also auch den Ort ein, wo früher Thallusrinde und Grünalgen lagen. Wir können es auch hier wieder dahingestellt sein lassen, ob an diesem Geflecht Hyphen beteiligt sind, die von der Cephalodienunterseite ausgegangen sind. Forssell (zit. Kaule 1931, S. 6) hat diese Anschauung sehr weitgehend vertreten, ich habe mich (a. a. O.) selbst dagegen gewandt. Das Flechtenmark hat sich eben durch Auswachsen der Hyphen von Mark, Gonidienzone und Thallusrinde nach oben verbreitert. Dieses Mark ist nun sicherlich unter den meisten Cephalodien im lebenden Zustand. Ich stimme Darbishire (1932, S. 182) darin völlig bei. Wenn ich (1931, S. 7) von einem Absterben des Markgewebes sprach[1]), so bezog sich das auf den Sonderfall besonders stark entwickelter Cephalodien, wofür ich in der Mikrophotographie (a. a. O. S. 6, Fig. 2) ein Beispiel abbildete. Das Geflecht unter dem Cephalodium war in eine braunschwarze, zum Teil undefinierbare Masse übergegangen[2]). Das beobachtete Absterben der Blaualgen im

1) Das Wort „lebender" auf S. 8, Z. 1 meiner früheren Arbeit (1931), das zu dem Mißverständnis (Darbishire 1932, S. 181) Anlaß gab, möchte ich lieber in „ursprünglicher" umgewandelt sehen; der folgende Satz bezog sich auf den angeführten Sonderfall.

2) Ich glaube, daß die von Forssell und mir beobachtete Erscheinung von großen Cephalodien, welche offenbar selbst im Absterben begriffen sind, an alten Flechten gar nicht so selten auftritt.

Cephalodium könnte man als Folge des Absterbens der Markhyphen auffassen (Stockung der Wasserzufuhr); ich kann aber der Anwesenheit lebender Markzellen für die Wasserversorgung des Cephalodiums nicht so große Wichtigkeit beimessen wie Darbishire (1932, S. 182) es tut. Denn die Aufnahme des Wassers vom Boden her kann ja kapillar auch über totes Hyphengeflecht hinweg geschehen, zumal hier die Gonidienzone beseitigt ist, welche durch ihr Lufthyphengewebe (vgl. hierzu: Goebel 1926a u. b) einer kapillaren Wasserleitung infolge ihrer Unbenetzbarkeit im Wege stände und welche in der normalen Flechte durch Imbibitionsleitung überwunden werden muß.

Fassen wir nun all das zusammen, was über die Veränderung des Thallus unterhalb von älteren Cephalodien gesagt wurde. Von den drei Thalluszonen der Flechte verschwinden mindestens zwei als solche, d. h. sie verlieren völlig ihre ursprüngliche Eigenart. Und zwar handelt es sich hierbei gerade um die für die Art Peltidea aphthosa charakteristischsten Thallusteile, um Rinde und Grünalgenzone. Man kann also auch ruhig sagen: An der betreffenden Stelle ist im Mutterthallus ein Loch entstanden; denn hätte sich das Cephalodium nicht gebildet, so befände sich eben dort normaler Grünalgen-Thallus, der für sich allein seine Lebensaufgaben voll und ganz hätte erfüllen können[1]).

Darbishire (1932, S. 183) betrachtet die beiden, mit Blaualgen bzw. mit Grünalgen erfüllten Flechtenteile als gleichwertig. Dieser Annahme widersprechen verschiedene Tatsachen. Offenbar erweist das Cephalodium eine gewisse Überlegenheit, denn es verdrängt den Grünalgenthallus bis zu einem gewissen Grade. Einen Grund hierfür kann man in der bei den Blaualgen ohne Zweifel stärker ausgebildeten Fähigkeit, Wasser anzuziehen und zu speichern, erblicken (wie auch Darbishire a. a. O. ja andeutet). Allerdings darf diese Tatsache nun nicht gleich dazu verleiten, die Cephalodien als Wasserspeicherorgane zu betrachten, wie es früher geschehen ist (vgl. Kaule 1931, S. 3). Denn diese Fähigkeit kommt sicher nur dem Cephalodium als solchem, nicht der ganzen Flechte zugute. Eine andere Möglichkeit die Überlegenheit des Cephalodiums zu erklären, sei im 3. Teil dieser Abhandlung besprochen! — In anderer Beziehung hingegen erweist das Cephalodium seine Unterlegenheit gegenüber dem Grünalgen-Thallus, denn es kann nicht ohne den letzteren bestehen. Wie kann man von einer Gleich-

1) Dankbare, jedoch nur für lange Frist berechnete Versuche könnten angestellt werden durch Vergleichskulturen von Peltidea mit und ohne Blaualgen-Infektion. Dasselbe gilt übrigens auch für andere Flechten, z. B. Solorina und Lobaria.

berechtigung beider Gebilde sprechen, wenn zwar der normale Peltidea-Thallus für sich allein leben kann, nicht aber das Cephalodium? Für dieses ist vielmehr die innige Verbindung mit dem in normalen Verhältnissen lebenden Flechtenthallus eine Lebensnotwendigkeit. Und diese Verbindung kann bei älteren Cephalodien nur mehr am Rande stattfinden, da ja in der Mitte dieser normale Thallus nicht mehr vorhanden ist. Ob die Verbindungshyphen nun von oben oder unten ihren Ausgang genommen haben, ist für die Auffassung vom gegenseitigen Verhältnis Cephalodium—Thallus gar nicht von so ausschlaggebender Bedeutung. Dieses Verhältnis ist ein gegensätzliches, das Cephalodium steht dem Mutterthallus feindlich gegenüber, und wahrscheinlich übertragen die Verbindungshyphen diese schädigende Wirkung.

Wenn wir aber zu einer auch nur einigermaßen befriedigenden Erklärung über das Wesen der Cephalodien kommen wollen, so dürfen wir uns nicht auf eine einzige Flechtenart beschränken. Ich möchte dies hier nochmals ganz besonders hervorheben. Aus diesem Grunde habe ich ja auch in meiner früheren Arbeit die Frage auf breitester Grundlage zu behandeln versucht. So ist z. B. ein Vergleich der Cephalodien bei Peltidea und Solorina sehr lehrreich. Auch bei letzterer wird die Grünalgenzone zum Verschwinden gebracht, obwohl hier die gegenseitige Lage von Cephalodium und Grünalgen gerade umgekehrt ist und also die Verhältnisse für Licht- und Wasserzufuhr anders liegen. Bei Solorina (vgl. Kaule 1931, S. 10) ist auch das Vordringen von Hyphen vom Cephalodium aus gegen Gonidienzone und Rinde des Thallus unverkennbar, kann doch in selteneren Fällen sogar das Cephalodium durch die Rinde hindurchwachsen (s. a. a. O. Fig. 4 u. 5 auf S. 12). Ähnliche Verhältnisse treffen wir bei den Gattungen Nephroma und Lobaria an (Kaule 1931).

2. Die Cephalodien von Lobaria amplissima (Sop.) Leight.

Über die Cephalodien dieser Flechte ist nach meiner früheren Veröffentlichung eine Abhandlung von Tobler (1932) erschienen, in der auch teilweise auf meine Arbeit eingegangen wird. Einige photographische Aufnahmen (etwa nat. Größe) veranschaulichen den Thallus mit den merkwürdigen korallenähnlichen, großen Cephalodien. Tobler hat sich der verdienstvollen Aufgabe einer Kultur der Cephalodien gewidmet, die mir nicht geglückt war. Allerdings bin ich aus Zeitmangel nie über Anfangsversuche in dieser Richtung hinausgekommen. Ich sprach aber die Vermutung aus (Kaule 1931, S. 33), daß eine selbständige Kultur der Cephalodien wahrscheinlich nicht möglich sei. Tobler

(1932, S. 244) glaubt, den Gegenbeweis hierfür erbracht zu haben. Aber Tobler versteht unter dem Begriff „Cephalodium" etwas anderes, als ich denselben in meiner Arbeit abzugrenzen versuchte.

Ich schloß mich (1931, S. 1) dabei der von Forssell gegebenen Definition an, welcher Blaualgenanhäufungen im Hyphengewebe von Grünalgenflechten so bezeichnete. Wohl nicht im Gegensatz zu Forssell, vielleicht aber in noch etwas schärferer Abgrenzung beschränkte ich den Ausdruck „Cephalodium" auf dasjenige Gewebe, das wirklich von den Blaualgenansammlungen eingenommen wird bzw. auf deren Reiz hin sich neugebildet hat (soweit z. B. rinden- oder rhizoidähnliche Hyphengewebe als Folge der Cephalodienentwicklung auftreten). Was hat dies für die Gattung Lobaria zu bedeuten? Selbstverständlich gehört die über den inneren Cephalodien befindliche Gonidienzone des Thallus (vgl. Kaule 1931, Fig. 9a auf S. 22) nicht zum Cephalodium, auch dann nicht, wenn letzteres sich bis an die Grünalgenschicht heran oder sogar in dieselbe hinein ausgedehnt hat, wie man es oft beobachten kann[1]). Ich rechne die Gonidienzone aber auch dann nicht zum Cephalodium, wenn sie von diesem emporgewölbt oder gar durchbrochen wurde (vgl. a. a. O. Fig. 9b u. 10b). Gerade die sog. endotrophen Lobaria-Cephalodien heben sich sehr deutlich vom übrigen Thallus ab durch ihre Hyphenumkleidung (s. a. a. O. S. 22 unten). Es trifft also nicht zu (Tobler 1932, S. 240), daß „mindestens in den jüngeren Zuständen dieser Bildungen immer sowohl reingrüne als blaugrüne Gonidien gesehen wurden". In meiner ganzen früheren Arbeit suchte ich vielmehr den Nachweis zu führen, daß die Grünalgen des Mutterthallus sich schlecht mit der Anwesenheit der Cephalodien vertragen.

Wie steht es nun mit der Gegenwart von Grünalgen in den bäumchenartigen Cephalodien von Lob. amplissima? Ich möchte da auf Fig. 13 (S. 27) meiner ersten Arbeit hinweisen. Auf dieser Mikrophotographie sieht man besonders an der rechten Seite des Cephalodienfußes, wie die dunkle Linie der Gonidienschicht emporgebogen ist und ein Stück weit in den Cephalodienstamm hinaufreicht. Das kommt eben daher, daß vor dem Durchbruch des zunächst endotrophen Cephalodiums die Gonidienzone ebenso wie die Oberrinde emporgewölbt wurde (vgl. Fig. 9b u. 10b a. a. O.). In den Verzweigungen sind keine Grünalgen mehr vorhanden[2]).

1) Meist beginnen dann schon die Grünalgen zu verschwinden (vgl. a. a. O. Fig. 10a auf S. 24).

2) Vielfach sind die Grünalgen im Cephalodienfuß auch schon im Absterben begriffen.

Tobler (1932, S. 239) kultivierte derartige Cephalodien, „die noch an kleinen Restteilen der Lobaria befestigt waren", mit gutem Erfolg. Eine solche Kultur wird immer dann glücken, wenn die Lebensbedingungen der Flechte zusagen. Tobler spricht aber auch von der Kultur isolierter Cephalodien; jedoch enthielten diese scheinbar immer noch Reste der Grünalgenzone des Thallus, denn Tobler stellt im Verlaufe der Kultur ein stärkeres Zunehmen der reingrünen Algen fest (a. a. O. S. 243). Wesentlich und äußerst wünschenswert wären einmal Kulturen, die keinerlei Grünalgen mehr enthalten. Nur dadurch kann die Frage der selbständigen Lebensmöglichkeit von Cephalodien geklärt werden, nur solche Kulturen lassen sich mit der Flechte Dendriscocaulon (vgl. Kaule 1931, S. 29ff.) vergleichen, denn letztere enthält ja ebenfalls keine Grünalgen. Eine Identität beider Gebilde ist solange nicht erwiesen, als nicht aus solchen Cephalodien größere, Dendriscocaulon-ähnliche Flechtenkomplexe gezüchtet worden sind.

Wenn Tobler in meiner Zusammenstellung (Kaule 1931, S. 30) des Vorkommens von Lobaria und Dendriscocaulon keinen Beweis gegen die Identität von Cephalodium und Strauchflechte erblickt, so stimme ich ihm darin voll bei. Ich wollte mit jener Untersuchung nur eine Spur verfolgen, und diese führte mich zu der Vermutung, daß die Identität unwahrscheinlich sei. Allerdings läßt sich das Ergebnis auch anders ausdeuten, wie es Tobler (1932, S. 245) getan hat. Eine Entscheidung ist also auf diesem Wege nicht zu erlangen.

Die Kulturversuche Toblers sind in mehrfacher Hinsicht äußerst interessant und aufschlußreich. Die Vermehrung der Grünalgen im kultivierten Flechtenstück überwog bei weitem diejenige der Blaualgen. Im Zusammenhang damit zeigte der Neuzuwachs weniger eine bäumchenartige, cephalodienähnliche, als vielmehr eine lappige, dem Mutterthallus ähnliche Gestaltung. Ich sehe in dieser Erscheinung gerade einen Hinweis auf die Unfähigkeit des Cephalodiums zu selbständiger Lebensführung. Abgetrennt vom Mutterthallus, von dem das Cephalodium lebensnotwendige Antriebe empfing, ist es seiner Lebenskraft beraubt. Der Blaualgen-Pilzkomplex bleibt in seiner Entwicklung immer mehr zurück. Dagegen die Reste des Grünalgenthallus (der ja für sich allein lebensfähig ist) erhalten in der Kultur — nunmehr vielleicht auch mehr oder weniger entbunden von dem hemmenden Einfluß des vollkräftigen Cephalodiums — neuen Antrieb.

Tobler (1932, S. 241) glaubt, daß man für die besondere Gestalt der Lobaria-Cephalodien nicht allein den Einfluß der Blaualge auf den Flechtenpilz verantwortlich machen dürfe, sondern das Nebeneinander

von Grün- und Blaualgen, die beide in den Cephalodien vorhanden seien. Diese letztere Annahme erscheint mir — wie schon oben dargelegt — nach meinen früheren Beobachtungen nicht richtig zu sein. Das eigentliche Cephalodium mit seinen charakteristischen, korallenartigen Verzweigungen enthält nur Blaualgen; und so möchte ich diesen doch einen größeren, gestaltgebenden Einfluß zubilligen, zumal ja in der Flechte Dendriscocaulon eine ganz ähnliche Gestalt entsteht — allein durch den Zusammentritt der Blaualge und eines (verschiedenen oder gleichen?) Flechtenpilzes.

Besonders hinweisen möchte ich nochmals auf das, was Tobler (1932, S. 246) über die Schädigung des Lobariathallus durch die Cephalodienbildung sagt. Auch ich fand diese Tatsachen voll bestätigt, und sie erscheinen mir für die Auffassung der Cephalodien besonders wichtig. Es geht nicht an, die Lobaria-Cephalodien als Organe dieser Flechten zu betrachten[1]).

Zum Schlusse dieses Abschnittes möchte ich betonen, daß ich mit Tobler übereinstimme, wenn er in der Flechtenforschung — mehr als es früher oft geschehen ist — der Flechtenkultur und dem Studium der Kulturbedingungen eine große Bedeutung beimißt. Nur auf diesem Wege läßt sich manches Geheimnis dieser interessanten Pflanzengebilde entschleiern.

3. Stickstoffassimilation in den Cephalodien?

Mancherlei Erörterungen sind — soweit man die Cephalodien als Flechtenorgane ansah — über deren mutmaßlichen Nutzen für den Thallus angestellt worden (vgl. Kaule 1931, S. 3). In neuerer Zeit wurde besonders eine Deutung vorgebracht, daß nämlich in den Cephalodien mit Hilfe der Blaualgen Luftstickstoff assimiliert werden könne (Darbishire 1924, S. 19 u. 1927 b, S. 227; ferner Cengia-Sambo 1923, 1925 u. 1931). Die Behauptung von der Stickstoffassimilation der Blaualgen ist schon viel älter; es lohnt sich hier ein kleiner geschichtlicher Rückblick.

Demjenigen, der sich eingehender mit den merkwürdigen Cephalodienbildungen beschäftigt, steigen unwillkürlich Vergleiche mit den Fällen auf, wo Cyanophyceen mit höheren Pflanzen in Symbiose leben;

1) Was das Vorkommen der Cephalodien betrifft, so möchte ich noch anmerken, daß im Münchener Staatsherbar — wenn ich mich nicht täusche — auch bei einigen Stücken aus Nordamerika (wo Cephalodien angeblich fehlen sollen) eine schwache Cephalodienbildung zu bemerken war. Eine Nachprüfung ist mir zur Zeit aber nicht möglich.

ich wies früher (1931, S. 41, Anm. 2) schon darauf hin. Bei solchen Fällen wurde auch zuerst ein Nutzen der Symbiose durch Stickstoffgewinnung vermutet. Prantl (1889) züchtete die symbiontische Blaualge in stickstofffreien Nährlösungen und glaubte, damit einen Vorteil der Nostoc-Symbiose für Blasia, Anthoceros, Gunnera und Cycas nachgewiesen zu haben. Jedoch widersprach dem Peirce (1906), er hielt die Symbiose weder für nützlich noch auch direkt für schädlich. Später hat Molisch (zit. bei Goebel 1926a, S. 78) für die Blaualgen im Blasiathallus Stickstoffassimilation angegeben. Harder (1917), der den Befall von Gunnera als eine harmlose Erkrankung betrachtete, stellte eingehende ernährungsphysiologische Untersuchungen mit dem endophytischen Nostoc an und gelangte zu einer Ablehnung der Stickstoffassimilation durch die Alge selbst, wies aber auf deren Begleitung durch Stickstoffbakterien hin. Inzwischen waren schon einige andere Arbeiten erschienen, die sich mit dem Zusammenleben von Stickstoffbakterien mit endophytisch lebenden Cyanophyceen — besonders bei Cycas — befaßten[1]) (Alb. Schneider 1894, Bottomley 1911 und Spratt 1911). Damit waren neue Richtlinien zur Behandlung dieser Frage gegeben.

Erörterungen über Stickstoffassimilation in den Cephalodien wurden meines Wissens zum ersten Male von Cengia-Sambo (1923) angestellt[2]). Diese Autorin stellte in den Flechten mit Blaualgengonidien sowie in Cephalodien die Anwesenheit von Stickstoff assimilierenden Bakterien fest, sie bezeichnet die Flechten als „poli-symbioses mutuelles". „Bi-Symbiosen" seien allein die Grünalgenflechten, während die Blaualgenflechten als „Tri-Symbiosen" und cephalodienführende Grünalgenflechten sogar als „Tetra-Symbiosen" aufzufassen seien (Grünalge-Pilz-Blaualge-Bakterium). Die Bakterien lebten in den Gallertumhüllungen der Blaualgengonidien. Der Versuch einer Widerlegung dieser Entdeckung einige Jahre später durch Mameli-Calvino (1925, zit. bei Cengia-Sambo 1931, S. 6) beruhte offenbar auf einem Mißverständnis. Im gleichen Jahre konnte Cengia-Sambo (1925) ihre früheren Feststellungen nochmals bestätigen, nachdem sie die betreffenden Bakterien kultiviert und als Azotobacter bestimmt hatte.

1) Obwohl diese Abhandlungen selbst mir nicht zugänglich waren (ich fand sie zit. bei Harder a. a. O.), führe ich sie der Vollständigkeit halber in meinem Literaturverzeichnis mit vollem Titel an. Über ein Zusammenleben von Azotobacter mit freilebenden Blaualgen (Oscillarien) berichtete H. Fischer (1904). Ein Vorkommen von Azotobacter in Gemeinschaft mit einer Grünalge (Volvox) schilderte Reinke (1903).

2) Die Abhandlungen dieser Autorin waren mir bei der Abfassung meiner ersten Arbeit über die Cephalodien leider nicht bekannt.

Ohne Kenntnis der beiden soeben erwähnten Schriften Cengia-Sambos erwähnte Goebel (1926a, S. 78f.) die Möglichkeit einer Stickstoffassimilation in den Cephalodien. Ich komme auf diese Äußerung Goebels weiter unten noch zurück. Schon vorher führte Darbishire (1924, S. 19 sowie 1927b, S. 227) als eventuellen Nutzen der Cephalodien für die Peltigera die möglicherweise vorhandene Fähigkeit des Nostoc an, der Luft freien Stickstoff zu entziehen und dann zu verarbeiten. Beide Autoren wußten also noch nichts von einer Bakteriensymbiose in den Cephalodien.

1931 veröffentlichte Cengia-Sambo eine neue Abhandlung (diesmal in französischer Sprache), in der sie in zeitlicher Reihenfolge berichtet über die Forschungen, welche bisher sowohl über die Art der Kohlehydrate in den Flechten als auch über die Stickstoffassimilation in den Cephalodien angestellt wurden. Die Autorin glaubt, daß die Cephalodien Organe der Flechten zum Zwecke der Stickstoffgewinnung seien ähnlich den Wurzelknöllchen der Leguminosen. Zur Bekräftigung dieser Anschauung beruft sie sich auch auf Goebel (s. oben), welchen sie aber in diesem Falle etwas mißverstanden hat. Goebel lehnte ja gerade die Annahme ab, daß die Cephalodienbildung dem Thallus zum Nutzen gereiche.

Angesichts der offenbaren Schädigung des Thallus durch die Cephalodien meinte Goebel (1926, S. 79), es sei müßig, „zu spekulieren, ob die Cephalodien dem Peltigerathallus etwa Stickstoff abgeben können". Wenn die (bisher ja nicht widerlegten) Feststellungen über die Nostoc-Azotobacter-Symbiose richtig sind, so hat sicher die Blaualge und vielleicht auch deren Wirtspflanze einen Nutzen davon (wie ja auch die Leguminosen durch die Bakteriensymbiose einen Vorteil besitzen). Nutznießer der Tätigkeit von Azotobacter wären also Cycas, Gunnera, Azolla, Anthoceros, Blasia ebenso wie die Pilzteile der Blaualgenflechten und der Cephalodien. Aber — und hierin besteht der Gegensatz in der Auffassung Goebels zu derjenigen Cengia-Sambos betreffs der Cephalodien — die nutzbringende Wirkung scheint nicht vom Cephalodium auf den Grünalgenthallus überzugehen, wenigstens nicht in den Fällen, wo zwischen Cephalodium und Flechte gegensätzliche Beziehungen bestehen, wo das Cephalodium die Flechte offensichtlich schädigt (wie bei Peltidea und Lobaria). Die große Bedeutung der Auffindung der Bakteriensymbiose für die Cephalodienfrage besteht vielleicht darin, daß wir möglicherweise in der selbständigen Stickstoffaneignung des Blaualgen-Pilzkomplexes einen Grund für dessen (in mancher Beziehung bestehende) Überlegenheit gegenüber dem Grün-

algen-Pilzkomplex sehen können. Nur aus diesem Grunde wies Goebel (1926, S. 78) auch auf die Möglichkeit einer Stickstoffassimilation in den Cephalodien hin[1]).

4. Das Wesen der Cephalodien.

Znm Schlusse wollen wir uns noch einmal Rechenschaft zu geben versuchen über das, was man heute über das Wesen der Cephalodien aussagen kann, was man für oder gegen deren Auffassung als Flechtenorgane vorbringen kann[2]). Dabei möchte ich nochmals ausdrücklich auf die von mir (1931, S. 1) im Anschluß an Forssell gebrauchte Definition der Cephalodien hinweisen. Es handelt sich um Pilzhyphen-Blaualgen Komplexe am oder im Thallus gewisser grünalgenführender Flechten[3]). Eine völlige Klarheit über das Wesen der Cephalodien ist aber nicht zu erlangen ohne Kenntnis vom gegenseitigen Verhältnis Pilz zu Alge im gewöhnlichen Flechtenthallus. Wie stellt sich dieses Verhältnis uns heute dar?

Um die Art des Zusammenlebens beider Teile zu kennzeichnen, sind früher die verschiedensten Ausdrücke von den Flechtenforschern gebraucht worden (vgl. hierzu Darbishire 1924, S. 20 u. 1926, S. 753). Außer Reinke, der den Begriff des „Konsortiums" schuf, nahm man meist einen gewissen Antagonismus beider Lebewesen zueinander an, man sprach von Parasitismus, Krankheitserscheinung, Gallenbildung, Endosaprophytismus, Helotismus. Aber Darbishire betont a. a. O. (1924) mit Recht, daß diese Ausdrücke keine Allgemeingültigkeit für das gesamte Flechtenreich besitzen können, daß sie nur für bestimmte Sonderfälle zutreffend sind. Dagegen haben wir es in allen Fällen mit einer Symbiose zu tun, die so weitgehend abgestimmt ist und so gut funktioniert, daß sie für das Gemeinschaftswesen dieselben Aufgaben bewältigen kann, welche z. B. die Blätter unserer Bäume auch zu erfüllen haben. In dieser Hinsicht tritt also ein Antagonismus der beiden

1) Weitere Literaturangaben zur Frage der Stickstoffassimilation der Blaualgen finden sich bei Darbishire 1933, S. 24.

2) In Ergänzung meiner Ausführungen 1931, S. 3f., möchte ich noch bemerken, daß Nienburg (1913, S. 937) die Cephalodien ebenfalls als nützliche Flechtenbestandteile ansieht und sich in ihrer Ausdeutung der von mir a. a. O. zitierten Auffassung Forssells (Ausnützung des Spektrums) anschließt. — Darbishire vertritt auch in seinen (früher von mir nicht angeführten) Schriften (1924, S. 19 u. 1931, S. 50) die Organnatur der Cephalodien.

3) Ergänzend will ich anführen, daß Darbishire (1924, S. 19; 1926, S. 739 u. 1927b, S. 227) die Isidiennatur der sog. „autosymbiontischen Cephalodien" Bitters bei Peltigera lepidophora bestätigt hat (vgl. Kaule 1931, S. 2).

Verbündeten nicht in Erscheinung (Darbishire 1926, S. 752f. u. 1927a, S. 67). Winkler (1912, S. 106) stellt fest, daß die ganze Formengestaltung der Flechten überhaupt nur einen Sinn habe für die Kombination Pilz und Alge; und Darbishire betont in einer späteren Arbeit (1931, S. 51f.) nochmals die starke gegenseitige Abhängigkeit beider Teile voneinander. Er nennt die Alge „the passive but governing partner" und den Pilz „the active building partner." Der Flechtenorganismus lasse sich von drei Seiten aus betrachten: 1. Vom anatomischen Gesichtspunkt aus gesehen haben wir sowohl einen Parasitismus des Flechtenpilzes auf den Gonidien wie auch der Algen auf dem Pilz (mutual parasitism). 2. Biologisch gesehen, handelt es sich um ein wohlorganisiertes Lebewesen mit grünen und nichtgrünen Teilen wie bei einer höheren Pflanze. 3. In physiologischer Hinsicht stellt sich die Sache folgendermaßen dar: Die Alge, in ihrem Bedürfnis nach Luft, Licht, Wasser und Nahrungsstoffen, beeinflußt Wachstum und Tätigkeit des Pilzes in der Weise, daß diese Bedürfnisse befriedigt werden; sie tut das aber nicht nur im eigenen Interesse, sondern in dem der Gemeinschaft, denn wenn jene Bedürfnisse nicht erfüllt werden, stirbt die ganze Flechte.

Was für das Verhältnis Pilz zu Alge im gewöhnlichen Flechtenthallus gilt, das gilt sicher auch für deren gegenseitigen Beziehungen in den Cephalodien — wenn natürlich auch im einzelnen das Verhältnis ein wenig verschoben sein könnte zugunsten oder zuungunsten des einen oder anderen Teilhabers. Wie schon früher ausgeführt, ist ja die Art und Weise des Zusammenlebens bei den einzelnen Flechten nicht überall genau die gleiche. Jedenfalls handelt es sich bei den Cephalodien um die Bildung eines neuen Flechtenkomplexes, der vom Mutterthallus stark verschieden und diesem gegenüber meist auch gut abgegrenzt ist. Dabei muß die Ursache für die neue Formgestaltung letzten Endes bei der Alge liegen (der Pilz ist ja immer derselbe!), indem diese „als Gonidie passiv auf den Flechtenpilz einwirkt, so daß dieser aktiv das Cephalodium aufbaut" (Darbishire 1927b, S. 227). Spielen doch überhaupt bei den Flechten die Algen eine stark formbestimmende Rolle (vgl. Darbishire 1931, S. 51; Kaule 1931, S. 41). Schon Winkler (1912, S. 104) wies darauf hin, daß sowohl bei den Hymenolichenen als auch bei den Cephalodien durch verschiedene Algen beim gleichen Pilz eine verschiedene Form erzielt werde, es müsse also irgendwelcher Einfluß der Alge auf die Formung des Thallus vorhanden sein. Goebel (1926a, S. 10) hat darauf aufmerksam gemacht, daß dieser richtende Einfluß der Alge nicht nur für die äußere Gestalt, sondern auch für

die innere Arbeit der Lebensgemeinschaft von allergrößter Bedeutung ist. — Wir nehmen also an, daß auch im Cephalodienkomplex Blaualgen und Pilzhyphen miteinander in Symbiose leben und einander dienen. Ich stimme Darbishiere (1932, S. 182) darin völlig bei. Allerdings ist diese Symbiose insofern unvollkommener als der Mutterthallus, indem jene weder zur Vermehrung noch zum selbständigen Leben fähig ist.

Wie aber verhält sich das Cephalodium zum Grünalgen-Pilzverband des Mutterthallus? Handelt es sich hierbei wirklich um eine „mutualistik symbios", wie Forssell (1883, S. 100) und andere Autoren nach ihm annahmen? Auf Grund meiner vergleichenden Untersuchung, über welche ich in meiner früheren Abhandlung berichtete, glaube ich, diese Anschauung ablehnen zu müssen. Infolge der fast immer bemerkbaren Gegensätzlichkeit zwischen Cephalodium und Flechte möchte ich lieber von „Algengallen" (Phycocecidien, vgl. Lundström, zit. Kaule 1931, S. 3) sprechen.

Halten wir uns betreffs des Begriffs „Gallen" an die Definition von Thomas (zit. bei Appel, S. 3), welcher darunter „jede durch einen Parasiten veranlaßte Bildungsabweichung der Pflanze" verstand, so gehören die Cephalodien also zu den durch pflanzliche Lebewesen erzeugten Gallen (Phytomorphosen bei Appel)[1]). Bei Appel (a. a. O. S. 32) sind einige Fälle von Algen als Gallenerreger angeführt, darunter auch Nostoc und Anabaena in den Blattohren von Blasia bzw. in den Wurzelgallen von Cycas. Auch in dieser Richtung stößt uns also ein Vergleich der Cephalodien mit der Blaualgensymbiose in höheren Pflanzen auf. Finden doch in letzteren ebenfalls Bildungsabweichungen und Neubildungen statt[2]).

Manche Gallenbildungen, die ursprünglich wahrscheinlich einem Parasitismus ihre Entstehung verdanken, sind zwar im Laufe der Entwicklung zum Nutzen der Wirtspflanze umgeschlagen in eine beiderseitig vorteilhafte Symbiose, ja sogar in einen für den Gallenerreger nachteiligen Zustand[3]). Eine ähnliche, gegenseitig nutzbringende Sym-

1) Nach Appel (a. a. O. S. 36) soll es bei Pilzen keine derartigen Erscheinungen geben. Nach unserer Auffassung der Cephalodien ist das nicht richtig; vielmehr veranlassen die Blaualgen den Flechtenpilz zu gallenartigen Wucherungen.

2) Vgl. z. B. die Literatur betreffs der Papillen- und Schlauchbildungen bei Anthoceros (Leitgeb 1878) und Blasia (Waldner 1879). Auch die „Phykorhiza" von Gunnera (Miehe 1924) gehört hierher.

3) Als Beispiel seien die Wurzelknöllchen der Leguminosen, die Mykorrhizen und vielleicht auch die oben genannten Blaualgensymbiosen höherer Pflanzen angeführt.

biose könnte man nun für das Verhältnis Cephalodium zu Flechte vermuten. In manchen Fällen (z. B. bei Strauchflechten, vgl. Kaule 1931, S. 37) ist diese Annahme vielleicht gar nicht so ohne weiteres von der Hand zu weisen, in anderen (Peltidea, Lobaria) spricht die Schädigung des Thallus dagegen.

Darbishire (1932, S. 183) meint, daß man folgerichtig — bei einer Auffassung der Cephalodien als Gallenerscheinungen — dann auch (mit Moreau) die gesamten Flechten als Gallenbildungen betrachten müsse. Ich kann dieser Anschauung nicht beitreten. Bei jeder Galle tritt ein Teil des Wirtsgewebes — meist die infolge der Infektion aufgetretenen Wucherungen — in den ausschließlichen Dienst des Erregers. Und damit kommt dieses zur eigentlichen Galle gehörige Gewebe in eine Gegensätzlichkeit, in einen Antagonismus, zur Wirtspflanze — obwohl es doch von dieser abstammt. Ebenso gelangen die zum Cephalodium gehörigen Hyphen in einen Antagonismus zu den Pilzfäden des Flechtenthallus, obwohl sie sich von diesem ableiten. Anatomisch sind sie zwar noch die gleichen, aber physiologisch sind sie von der Blaualge eingefangen und stehen in deren Dienstbarkeit. Wie die höhere Pflanze für den fremden Gallenerreger Frondienste leisten muß und durch ihn geschädigt wird, so auch die Grünalgenflechte durch den — ihr wesensfremden — Blaualgen-Pilzverband. Das Cephalodium muß vom Mutterthallus lebenswichtige Stoffe erhalten, es ist mit ihm auf Gedeih und Verderb innig verbunden — wie das ja auch bei den anderen Gallenerscheinungen im Pflanzenreich der Fall ist. Doch dürfen sicher nicht alle cephalodienartigen Bildungen hinsichtlich ihrer Bedeutung für den Mutterthallus auf genau den gleichen Nenner gebracht werden. Mehr als in anderen Pflanzengruppen sind im Flechtenreiche anatomische und physiologische Grenzziehungen verwischt.

Erst nach Fertigstellung dieser Abhandlung bekam ich Kenntnis von einer neuen Arbeit Darbishires (1933), die sich in ausführlicher Weise mit dem Bau der eigentümlichen Flechte Solorina crocea befaßt. Die Beobachtungen jenes Autors stimmen mit den meinigen (vgl. Kaule 1931, S. 15) überein, auch unsere Auffassungen von dieser Flechte sind nicht so grundsätzlich verschieden, wie es nach den Ausführungen Darbishires erscheinen könnte. Darbishire nimmt mit Hue eine zweite Algenschicht in der Flechte an und will hier nicht von Cephalodien sprechen. Das ist nun Geschmackssache und kommt auf die Definition an. Ich (1931, S. 1) bezeichnete als Cephalodien alle „An-

häufungen von Blaualgen, die in das Gewebe von Grünalgenflechten eingebettet sind“[1]). Die starke seitliche Ausbreitung der Blaualgen bei Sol. crocea spricht nicht dagegen. Auch bei Nephroma arcticum entstehen zentimetergroße Cephalodien aus einer Infektionsstelle (s. Kaule 1931, S. 17). Immerhin haben wir es bei Sol. crocea mit einer Art zu tun, bei der sich (ähnlich wie bei manchen Krustenflechten) Übergänge von Cephalodium zu Blaualgenflechte anzudeuten scheinen und bei der (ähnlich wie bei den Strauchflechten) von einem Gegensatz zwischen Cephalodium und Thallus wenig zu bemerken ist. Es ist dies wieder ein Beweis für das Ineinanderfließen der Zustände und Erscheinungen im Flechtenreiche.

Literaturverzeichnis.

Appel, 1899, Über Phyto- und Zoomorphosen. Königsberg.

Bottomley, 1911, The association of certain endophytic Cyanophyceae and nitrogen fixing Bacteria. Rep. Brit. Assoc. Adr. Sc. Sheffield.

Cengia-Sambo, 1931, Biologie des Lichens. Les substances carbohydratées dans les lichens et la fonction de fixation de l'azote des céphalodes. Sonderdruck aus: Boll. d. Sez. Ital. della Soc. Internaz. di Microbiologia Fasc. XI. Milano. Daselbst weitere Literaturangaben über frühere Arbeiten der Autorin.

Darbishire, 1924, Presidential Address. Transact. British Mycological Soc. **10**, Parts 1 u. 2.

— 1926, The structure of Peltigera. Ann. of Botany **40**.

— 1927a, The soredia of Peltigera erumpens. Transact. Brit. Mycolog. Soc. **12**, Part 1.

— 1927b, Über das Wachstum der Cephalodien von Peltigera aphthosa. Ber. deutsch. bot. Ges. **45**.

— 1931, Observations on the margin of Pertusaria communis. Transact. Brit. Mycolog. Soc. **16**, Part. 1.

— 1932, Weiteres über die Cephalodien von Peltigera aphthosa. Ber. deutsch. bot. Ges. **50**.

— 1933, Beobachtungen an der Flechte Solorina crocea. Flora **28**.

Fischer, H., 1904, Zentralbl. f. Bakt., Abt. 2, **12**.

Forssell, 1883, Studier öfver Cephalodierna. Bih. K. Svensk. Vet.-Ac. Handl. 8, Nr. 3.

Goebel, 1926a, Ein Beitrag zur Biologie der Flechten. Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **36**.

— 1926b, Die Wasseraufnahme der Flechten. Ber. deutsch. bot. Ges. **44**.

— 1928, Ann. Jard. Bot. Buitenzorg **39**, S. 207.

Harder, 1917, Ernährungsphysiologische Untersuchungen an Cyanophyceen, hauptsächlich dem endophytischen Nostoc punctiforme. Zeitschr. f. Bot. 9.

Kaule, 1931, Die Cephalodien der Flechten. Flora **26**.

1) Als Cephalodienhyphen bezeichnete ich infolgedessen diejenigen Hyphen, welche mit den Blaualgen in unmittelbarer Beziehung stehen.

Leitgeb, 1878, Die Nostoc-Kolonien im Thallus der Anthoceroteen. Sitz.-Ber. Wien. Akad. Wiss. **77**.

Mameli-Calvino, 1925, Commenti ad alcuni recenti lavori sulla biochimica dei licheni. Bull. Soc. Bot. It.

Miehe, 1924, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Algensymbiose bei Gunnera. Flora **17**.

Moreau, 1919, Recherches sur les lichens de la famille des Peltigeracées. Ann. sc. nat., Bot., sér. 10, t. **1**.

Nienburg, 1913, Symbiose (Flechten) in: Handwörterb. d. Naturwiss. **9**.

Peirce, 1906, Anthoceros and its Nostoc colonies. Bot. Gazette **42**.

Prantl, 1889, Die Assimilation freien Stickstoffs und der Parasitismus. Hedwigia **28**.

Reinke, 1903, Ber. deutsch. bot. Ges. **21**.

Schneider, Alb., 1894, Mutualistic symbiosis of algae and bacteria with Cycas revoluta. Bot. Gazette **25**.

Spratt, 1911, Some observations on the life history of Anabaena Cycadeae. Ann. of Botany **25**.

Tobler, 1932, Zur Entwicklungsgeschichte des Flechtenkörpers. Ber. deutsch. bot. Ges. **50**.

Waldner, 1879, Die Entstehung der Schläuche in den Nostoc-Behältern bei Blasia pusilla. — Sitz.-Ber. math.-nat. Kl. Akad. Wiss. Wien **78** (1. Abt.).

Winkler, 1912, Untersuchungen über Pfropfbastarde. Jena.

Über die Bedingungen der Phyllodienbildung bei Acacia und über Licht-Reizbewegungen an Oxalis rusciformis-Phyllodien.

Von **E. Bergdolt** (München).

Mit 5 Abbildungen im Text.

Die für sehr viele Akazien charakteristische Erscheinungsform der Phyllodien hat den großen Systematiker Bentham (1) veranlaßt, den Merkmalen der Vegetationsorgane sogar größere Bedeutung beizulegen als denen der Blüten und Früchte. Er schied infolgedessen die „Phyllodineae" von den Reihen doppeltfiederblätteriger Arten.

Es existieren somit bei Acacia offensichtlich zwei Typenrichtungen. Die Typenrichtung der Phyllodineae kann in großen Zügen wohl als Anpassung erscheinen, zeigt es sich doch, daß hier xerophytische Arten entstehen, die nun auch in großer Entfernung von der Küste an sehr trockenen Standorten zu leben vermögen. Es darf aber dabei nicht übersehen werden, daß „xerophytische" Arten mit durchaus gleichförmigen Phyllodien nicht nur an heißen, trockenen Standorten, sondern auch an feucht-warmen (Nordostküste Queenslands) und feucht-kühlen (Tasmanien) vorkommen. Die Phyllodienbildung beruht primär auf einer Typenrichtung. Die Anpassungsrichtungen der Einzelarten können offensichtlich immer durch eine mehr oder weniger große Zahl von Reaktionen auf unmittelbare Einwirkungen der Außenwelt aufgezeigt werden. Die Einzelarten sind oft imstande, verschiedene Anpassungsformen abzuspalten. Es sei als Beispiel hier nur angeführt, was Diels und Pritzel (2) über die fiederblätterige Acacia pulchella berichten: „Die über den temperierten Südwesten weitverbreitete A. pulchella bildet mit ihren zahlreichen, zum Teil scharf geschiedenen Varietäten eine Auswahl von Gestaltveränderungen, die dem Standorte entsprechen. Die Formen der schattigen Wälder des Plateaurandes (glaberrima und hispidula) entwickeln reichliches, großblätteriges Laub und entbehren bisweilen völlig der Stacheln; wenige Fiederchen, aber starke Stacheln und verdornte Äste besitzt var. denudata der trockenen Sandebenen nördlich vom Darling Range. Die var. cygnorum der durch intensivstes Licht ausgezeichneten Kalksanddünen weist ähnliche starke Entwicklung des Skelettsystems auf; die linearen revoluten behaarten Fiederblättchen vervollständigen noch den Xerophytencharakter der Varietät. Die extremste Xerophytengestalt aber in diesem Formenkreise ist die var. villosa von den sandigen Küstenkalkhügeln des trockenen Distrikts Irwin, die ihre angedrückten, spärlichen, ericoiden Blättchen und die dickdornigen Äste noch durch eine fast filzige Behaarung vor der Austrocknung bewahrt."

Den entwicklungsgeschichtlichen Nachweis der Natur der Acacia-Phyllodien lieferte am klarsten Goebel (4): „Die ganze Entwicklungsgeschichte des Phyllodiums stimmt durchaus mit der normalen Blattentwicklung überein, nur daß die Lamina bald stehen bleibt und verkümmert, der Blattstiel sich zum Phyllodium entwickelt.“ Bei manchen Acacia-Arten beteiligt sich auch die Blattspindel an der Phyllodienbildung (z. B. bei A. Melanoxylon). Nach Goebel entsprechen die Phyllodien in ihrem Bau den unifazialen Blättern, z. B. von Iris. Bei A. Melanoxylon z. B. verbreitern sich dicht unterhalb des Vegetationspunktes die Blattanlagen vertikal und die Oberseite wird fast allein zur Fläche entwickelt.

Eine aufschlußreiche experimentelle Arbeit über die Beeinflußbarkeit der vegetativen Organe xerophiler Pflanzen verdanken wir Vischer (10). Dieser Verf. arbeitete mit verschiedenen Xerophyten (ausgenommen Acacia) und kommt auf Grund von Trockengewichts- und Aschengewichtsbestimmungen zu dem Resultat, daß bei den Primär- und Rückschlagformen die relative Menge der Nährsalze eine höhere ist, bei den xerophytischen Folgeformen aber die der Assimilate. Ist die Folgeform schon aufgetreten, so lasse sich die Primärform dadurch wieder hervorrufen, daß der Stoffwechsel, wie er für diese charakteristisch ist, bei der erwachsenen Pflanze wieder hergestellt werde.

Bei den meisten Arten von Acacia ist eine Rückverwandlung von der Folgeform in die Jugendform in der Regel nicht mehr möglich. Wie sich Umwandlungen von der Phyllodienform in die Fiederblattform und umgekehrt experimentell erzielen lassen, ist im folgenden geschildert.

Das Versuchsmaterial wurde aus Samen gezogen, später fanden auch Stecklinge Verwendung. Als erste Serie wurden Samen von Acacia Melanoxylon, A. microbotrya und A. verticillata Anfang Dezember 1930 ausgesät und die Sämlinge Mitte Januar und Anfang März 1931 in kleine Töpfe mit sandiger Heideerde, gemischt mit etwas Lauberde und Torfmull, verpflanzt.

Acacia Melanoxylon.

Diese Art erwies sich als relativ plastisch und daher als geeignet zum Experiment.

In der Literatur existiert nur eine Angabe von Hildebrand (6), der einmal bei Acacia Melanoxylon versucht hat, an einem erwachsenen phyllodientragenden Exemplar die doppelt gefiederten Jugendblätter wieder hervorzurufen. Er sägte im Herbst einen 10 cm dicken Stamm in 1 m Höhe ab und versetzte den Strunk im Frühjahr ins Freiland. Erst Anfang Juni trieb dieser in seinem unteren Teile kräftig aus. Die meisten der in Büscheln hervorbrechenden Zweige trugen nur Phyllodien, an einigen jedoch entwickelten 1 oder 2 der ersten Blattorgane an einem phyllodial verbreiterten Blattstiele einige Fiederblättchen. Die Umwandlung gelang also nur sehr unvollkommen.

Die — wie angegeben — aus Samen gezogenen Versuchspflanzen wurden von Mitte März an unter verschiedenen Außenbedingungen

weiterkultiviert, um deren Einwirkung auf die Fiederblatt- bzw. Phyllodienbildung zu untersuchen. Es kamen zur Anwendung Trockenkultur in Sand, Feuchtkultur in dampfgesättigtem Raume und submerse Kultur. Bei anderen Pflanzen wurden nur die Wurzeln in Erde oder Sand unter Wasser getaucht oder aber der Sproß feucht, die Wurzeln dagegen sehr trocken gehalten (zu diesem Zwecke wurden die Versuchspflanzen bis zum Topfrande unter einen aus dünnem Glas gebauten Kasten gestellt, in den jeder Sproß durch ein Loch im Boden hineinragt und wächst; durch ständig feuchtes Filtrierpapier wurde in dem Raume eine hohe Luftfeuchtigkeit erhalten. Die Bodenlöcher sind wieder so weit abgedichtet, daß die Erde oder der Sand und damit die Wurzel in den dicht unter dem Kastenboden befindlichen Töpfen trocken gehalten werden kann). Wasserkulturen wurden in v. d. Cronescher Nährlösung angesetzt, ein Teil der Pflanzen mit gekürzten Wurzeln. Ferner wurden Schatten- und Dunkelkultur (letztere wird von Acacia schlecht vertragen) sowie Ultraviolettbestrahlung (mittels großer Hanauer Quarzlampe[1]), ohne Filter ca. 70 cm Abstand, täglich 6—8 Min.) angewandt. Düngungsversuche wurden vorgenommen mit NH_4NO_3, Harnstoff und dem mineralischen Volldünger NKP (BASF der I. G. Farbenindustrie), ferner organische Düngung mit Co_2 [2]) und kombinierte Düngung NKP + CO_2. Weitere Versuchspflanzen wurden kultiviert in großen, mit Torfmull gefüllten elektrisch geheizten Kästen bei künstlicher Bodenwärme (von ca. 30° C). Dazu kommen noch Korrelationsversuche.

Die ersten 6—7 Blattorgane der Sämlinge sind unter allen Bedingungen Fiederblätter. Das 1.—7. Blatt sind einfach gefiedert (nur bei den Submerskulturen waren bereits das 4. und 5. Blatt doppelt gefiedert), vom 7. oder 8. ab sind die Blätter dann doppelt gefiedert.

Unter den meisten der genannten Kulturbedingungen werden während einer mindestens achtwöchigen Versuchsdauer nur Fiederblätter und keine Phyllodien gebildet. Die Fiederblattform wird auch weiterhin während des ganzen Jahres beibehalten. Bei den ultraviolett bestrahlten

1) Deren Überlassung danke ich der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft.

2) Die Kohlensäuredüngung wurde mittels des Oco-Dunggas-Verfahrens nach Dr. Reinau (Verein für chemische Industrie AG. in Frankfurt a. M.) ausgeführt. Durch Vergasen der präparierten Ocokohlen wird Kohlensäuregas erzeugt, das nach Angabe der Hersteller rein und von schädlichen Beimischungen frei ist. Die Acacia-Pflanzen wurden in einem Gewächshausabteil täglich einige Stunden begast. Nicht begaste Kontrollpflanzen befanden sich im gleichen Gewächshause, aber von dem mit CO_2 beschickten Teile getrennt.

Exemplaren zeigte sich der Blattstiel nach 5 Wochen schwach vertikal verbreitert, zu einer deutlichen Phyllodienbildung kam es jedoch nicht. Bekanntlich wechselt bei A. Melanoxylon die Fiederblattform mit der Phyllodienform wiederholt ab — eine Eigentümlichkeit, für die eine Erklärung nicht bekannt ist. Untersuchungen, die die Bedingungen der Phyllodienbildung zum Gegenstande haben, müssen infolgedessen — wie hier geschehen — längere Zeit fortgeführt und mehrfach wiederholt werden. Es ist nun möglich, die Pflanzen zu veranlassen, nur Fiederblätter und keine Phyllodien zu bilden. Dies gelingt einmal durch schwache Beleuchtung. Zu einer kräftigen Entwicklung kommen Acaciapflanzen bei Lichtmangel allerdings überhaupt nicht, so daß das Ausbleiben der Phyllodienbildung nicht verwunderlich ist. Man kann aber auch umgekehrt durch Bedingungen, die ein rasches Wachstum sehr fördern, sognanntes „Treiben", die Phyllodienbildung hemmen. Dies gelang durch künstliche Bodenwärme. Mehrere Exemplare von Acacia Melanoxylon wurden in ein großes mit Torfmull gefülltes Blechbassin gesetzt, unter dessen Boden elektrische Heizschlangen angebracht waren, die eine ständige Bodentemperatur von ca. 30°C aufrechterhielten. Der Torfmull wurde ziemlich feucht gehalten. In diesem feuchtwarmen, nicht gerade nährstoffreichen Substrat entwickelten sich die jungen Pflanzen rasch zu großen und reichbewurzelten Acaciabäumchen, ohne je einmal Phyllodien hervorgebracht zu haben. Der ganze Wachstumsverlauf macht den Eindruck, als ließe das Treiben mittels der Bodenwärme der Pflanze sozusagen gar nicht Zeit, die dauerhafteren Phyllodien auszubilden. Es wird gewissermaßen das Jugendstadium enorm verlängert. Eine seit Mitte Juni in der geschilderten Weise bodenwarm kultivierte Versuchspflanze hatte Anfang November eine Höhe von 127 cm erreicht und 60 Seitensprosse und Tragblätter gebildet, von denen keines als Phyllodium entwickelt war. Der erste große Seitensproß war der 34. Achselsproß mit einer Länge von 31 cm. Im November und Dezember verlangsamte sich das Wachstum ziemlich beträchtlich, da auch die Bodenheizung aufhörte. An Seitenzweigen 2. und 3. Ordnung konnten nun an allen Pflanzen auch Phyllodien auftreten. Es ergab sich dabei die bezeichnende Tatsache, daß die ersten Phyllodien nicht am Vegetationspunkt des Hauptsprosses entstehen, sondern an den Seitensprossen. Dies hängt offenbar mit der stärkeren Anziehung des Wassers durch den Hauptsproß zusammen. Besonders die kleineren Seitensprosse entbehren bei eintretendem Wassermangel der Feuchtigkeit mehr und früher als der durch den Hauptstrom des Wassers versorgte Stammvegetationspunkt. Die Phyllodienbildung tritt daher gewöhnlich zuerst an Seitensprossen

höherer Ordnung auf und erst später folgen ihr die Tragblattorgane am Hauptsprosse.

Ein positives Resultat in bezug auf die experimentelle Hervorrufung von Phyllodien lieferten die kombinierten Düngungsversuche (mineralischer Volldünger + organische CO_2-

Fig. 1. Acacia Melanoxylon. Gleichalte Pflanzen, links: bei schwacher Beleuchtung, Mitte: hell, rechts: bei Kohlensäuredüngung kultiviert.

Düngung). Die Versuchspflanzen, denen die mineralische Düngung allein zur Verfügung stand, brachten nur Fiederblätter hervor. Die mit Nährsalzen versehenen Sämlinge erreichten nach 1 Jahre eine durchschnittliche Größe von 138 cm, ohne Phyllodien entwickelt zu haben. Unter der Einwirkung der kombinierten Düngung jedoch zeigten die jungen Melanoxylon-Akazien bereits vom 6. Blatte an eine schwache, vom 9. an eine deutliche phyllodiale vertikale Verbreiterung des Stieles. Etwa das 17. Blatt (Mitte Juni) war durchwegs als Phyllodium ausgebildet, nachdem die vorhergehenden Blattorgane alle Übergänge von der Fiederblattform bis zum fertigen Phyllodium allmählich herausgebildet hatten. In Fig. 1 sind drei aus gleicher Saat stammende Acacia Melanoxylon-Pflanzen $4^1/_2$ Monate nach Versuchsbeginn dargestellt. Allen drei Versuchspflanzen stand die gleiche mineralische Nährsalzdüngung (NKP 1—2%-Lösung vierzehntägig) zur Verfügung. Ein Unterschied bestand jedoch in der Helligkeit der Standorte. Die Pflanze links stand im Gewächshause schattig und in verhältnismäßig schwachem Licht, die beiden anderen dagegen hell und sonnig. Die Pflanze rechts stammt von den seit 4½ Monaten (von Mitte März bis 1. August) mit CO_2 begasten Versuchspflanzen, sie zeigt die kräftige Phyllodienbildung, die bei dieser Behandlung auftrat. Die Exemplare links und in der Mitte sind nicht kohlensäuregedüngt. Eine relative und absolute Messung (mittels Eder-Hecht-Dauer-Graukeilphotometer) der Lichtmengen, die den Versuchspflanzen im Hochsommer zur Verfügung standen, ergab für die hell kultivierten Exemplare im Juli einen Tagesdurchschnitt von 3195 Bunsen-Roscoeschen Einheiten absoluter Lichtmenge (2926 relativ), im August 3116 Bunsen-Roscoescher Einheiten absolut (2850 relativ). Den schwächer belichteten Exemplaren (Fig. 1 links) standen im Juli 117 Bunsen-Roscoesche Einheiten absoluter Lichtmenge (107 relativ) und im August 97 absolut (89 relativ) zur Verfügung. Das Verhältnis der Lichtmengen, die auf die hell und auf die schwach belichteten Versuchspflanzen einwirken, ist etwa 30:1. Die Sonnenscheindauer belief sich 1931 im Botanischen Garten München-Nymphenburg vom Versuchsbeginne an (18. März) auf 110 Stunden im März, $174^1/_4$ im April, 311 im Mai, $285^3/_4$ im Juni und $263^1/_2$ im Juli. Nach dem sonnigen Mai wurden bei den gut ernährten, kohlensäurebegasten Pflanzen (Fig. 1 rechts) die ersten Phyllodien gebildet.

Fig. 2 gibt einen orientierenden Einblick in Umfang und Anatomie der assimilierenden Schichten der Blattorgane bei den drei in Fig. 1 dargestellten Pflanzen des Versuches. Bei der Schattenpflanze sind die Palisadenzellen kurz und locker ausgebildet, ebenso das Schwammparenchym verhältnismäßig kleinzellig

mit großen Interzellularen (Fig. 2 A). Alle zwischen der Epidermis der Ober- und der Unterseite liegenden Zellen enthalten Chromatophoren und sind gleichmäßig in den Dienst der Assimilation gestellt. Die gut belichtete Pflanze hat große und ziemlich dicht stehende Palisadenzellen hervorgebracht (Fig. 2 B), die den Hauptanteil der Assimilation besorgen, die zwei untersten Zellschichten des Schwammparenchyms assimilieren ebenfalls, die mittleren enthalten dagegen fast keine grünen Chromatophoren und erscheinen farblos. Das Phyllodium (Fig. 2 C) ist zu beiden Seiten mit je zwei Schichten kleiner, sehr dicht stehender Palisadenzellen[1]) ausgerüstet, in denen allein die Assimilation stattfindet; das gesamte mehrschichtige in der Mitte gelegene Parenchym erscheint dagegen farblos und frei von grünen Chromatophoren.

Ein weiteres positives Resultat liefern Korrelationsversuche. Es kann dabei auf verschiedene Weise verfahren werden. Einmal können bei ungefähr 2 Monate alten Pflanzen, die etwa 10 Blätter gebildet haben, von allen Blättern die Fiederblättchen entfernt werden und ebenso von allen neuauftretenden Blättern. Nach 6 Wochen entwickeln sich die Stiele des 18.—21. Blattes schwach phyllodial. Werden weiterhin alle Fiederblättchen entfernt, so treten schließlich Phyllodien auf. Wird nur die Hälfte aller Blätter ihrer Fiedern erster und zweiter Ordnung beraubt (in der Weise, daß immer ein unversehrtes mit einem entfiederten abwechselt), so genügt das nicht zur Erzielung baldiger Phyllodienbildung. Die intakt gelassenen Blätter reagieren sogar mit etwas reicherer Fiederbildung. Eine weitere Versuchsvariante besteht darin, daß außer den Fiederblättchen aller Blätter auch der Sproßvegetationspunkt entfernt wird. Nach etwa 4 Wochen haben in diesem Falle aus den Achseln der Blätter Seitensprosse ausgetrieben, deren erstes Blatt jeweils einen schwach phyllodialen und deren nächstes einen stärker phyllodialen Stiel gebildet haben. Wurden auch von diesen neu entstandenen Blättern die Fiederblättchen wieder entfernt,

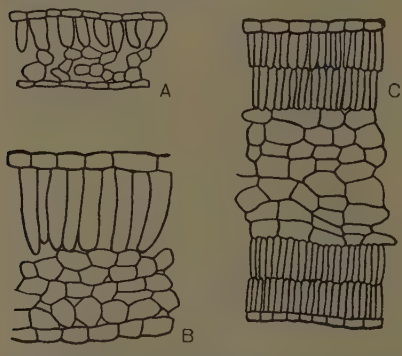

Fig. 2. Acacia Melanoxylon. Querschnitte durch Fiederblättchen A einer schwach belichteten, B einer normal belichteten Pflanze; C Querschnitt durch Phyllodium. Vergr. 115 ×.

1) Es mag hier erwähnt werden, daß nach Ansicht von Areschoug (vgl. Flora 96 [1906] S. 329) stark entwickeltes, dichtes Palisadengewebe die Transpiration mehr oder weniger herabzusetzen vermag.

so kam es mehr und mehr zur reinen Phyllodienbildung. Rascher und deutlicher läßt sich die Phyllodienform korrelativ hervorrufen, wenn den bei Versuchsbeginn an den Pflanzen bereits vorhandenen ersten 6—8 Blättern die Fiederblättchen belassen und diese erst von den neuauftretenden Blättern regelmäßig entfernt werden so lange sie noch jung und unentfaltet sind. Ein solcher Versuch sei kurz näher geschildert: An einer Acacia-Melanoxylon-Sämlingspflanze mit 10 Blättern (wovon die ersten 8 mit je zwei, die

Fig. 3. Acacia Melanoxylon. Die Pflanze rechts ist durch Entfernung der jungen Fiederblättchen korrelativ zur Phyllodienbildung gebracht worden; links gleichalte Kontrollpflanze.

beiden jüngeren — 9 und 10 — mit je sechs Fiedern 1. Ordnung ausgestattet waren) wurden am 12. Mai die Fiedern und Fiederblättchen des 9., 10. und des noch unentfalteten 11. Blattes entfernt, die der älteren Blätter (1—8) aber nicht. Am 9. Juni war das 12. Blatt mit acht Fiedern so weit entwickelt, daß diese mit dem Messer abgetrennt werden konnten. Der Stiel dieses Blattes entwickelte sich nun bereits schwach phyllodial. Bei den weiterhin auftretenden Blättern, die in gleicher Weise entfiedert wurden, nahm die vertikale Abplattung und Verbreiterung des Blattstieles rasch zu, so daß am 26. Juni die drei

obersten Blattstiele deutliche Phyllodiengestalt angenommen hatten. Bereits die nächsten Blattorgane (Juli) stellten reine Phyllodien dar, deren Länge nicht nur dem Stiele, sondern auch der bei den Übergangsbildungen noch kaum verbreiterten Blattrhachis entspricht. Fig. 3 zeigt neben einer Kontrollpflanze (links) ein gleichaltriges Versuchsexemplar, das durch Entfernen der Fiedern korrelativ zur Phyllodienbildung gebracht wurde. Die Aufnahme ist $2^1/_2$ Monate nach Versuchsbeginn angefertigt. Auch im weiteren Verlaufe bedienen sich solche „entfiederte" Melanoxylon-Akazien der Phyllodien zur Assimilation, wenn ihnen auch weiterhin Fiedern nicht belassen werden. Der Versuch wurde bis in den Januar des folgenden Jahres fortgeführt.

Es läßt sich auch zeigen, daß das korrelative Auftreten von Phyllodien an Jungpflanzen nicht etwa auf den durch das Abschneiden der jungen Fiedern ausgeübten Wundreiz zurückzuführen ist, sondern daß der Ausfall der assimilierenden Flächen die Pflanze veranlaßt, von der ihr innewohnenden Fähigkeit der Hervorbringung analoger Ersatzbildungen Gebrauch zu machen. Das läßt sich beweisen, indem man die Fiedern, anstatt sie gewaltsam zu entfernen, zu natürlichem Abfallen bringt. Dies ist leicht möglich durch Kultur in kleinen Töpfen, die man gerade so weit austrocknen läßt, bis die Pflanzen ihre Fiederblättchen abwerfen[1]). Dazu kommt, daß die Nährsalzaufnahme durch die Trockenheit des Bodens behindert wird. Die neu auftretenden Blattorgane entwickeln sich darauf als Phyllodien. Eine solche von der Pflanze vorgenommene Umwandlung führt zur Wiederherstellung einer ausreichenden Assimilation wie auch zu einer erheblichen Einschränkung der Transpiration, kann also in diesem Falle wohl als zweckmäßig bezeichnet werden. Doch erfreuen sich nur relativ wenige Acacia-Arten einer solchen Anpassungsfähigkeit. Auch widerspricht die morphologische Verschiedenartigkeit der Phyllodien der eventuellen Anschauung, als sei die Entstehung der Phyllodien durch den Nutzen bedingt. Denn am natürlichen Standorte können verschiedene Arten durcheinanderwachsen, die trotz gleicher Umweltbedingungen sich ganz verschieden verhalten. Auch rein fiederblättrige Arten, die niemals Phyllodien bilden (A. dealbata), behaupten sich in Australien vollkommen neben den „Anpassungsfähigen".

Reinke (9) nimmt an, daß die australischen Pflanzen unter dem Einflusse des sonnigen Klimas „nach dem Prinzip der Sparsamkeit

1) Es ist übrigens bekannt (2, S. 278 ff.), daß z. B. Acacia Drummondii an trockenen Standorten die Fiederblättchen abschnürt und infolgedessen stark entblätterte Fiederachsen aufweisen kann.

nicht mehr assimilierende Fläche entwickeln, als nötig ist". Diese etwas mißverständliche Ansicht bedarf der Richtigstellung. Es ist nicht so sehr die Tugend der Sparsamkeit, durch die sich die australischen Pflanzen auszeichnen, als vielmehr die Tatsache, daß eine allzu reichliche Ausbildung assimilierender Flächen auch zu einer starken Zunahme der Transpiration führt und dadurch in trockenem Klima eben eine Einschränkung der Blattflächenbildung zwangsläufig erfolgen muß.

Um einen Anhaltspunkt zu gewinnen zwischen dem Größenverhältnisse der assimilierenden und der verdunstenden Fläche eines Fiederblattes einerseits und der eines Phyllodiums andererseits, sind Messungen vorgenommen worden an 8 Monate alten, gut ernährten Acacia-Melanoxylon-Pflanzen. Die Phyllodien waren bei CO_2-Zusatzdüngung aufgetreten. Es seien die Werte eines dem Durchschnitt annähernd entsprechenden Beispieles genannt: Fiederblatt, Länge 15 cm, Breite 9 cm, 6 Fiederpaare 1. Ordnung, Gesamtzahl der Fiederblättchen des ganzen Blattes 266, durchschn. Länge eines Fiederblättchens 8 mm, durchschn. größte Breite 3 mm, durchschn. Flächeninhalt 15 qmm, Flächeninhalt der Gesamtfiedern des Blattes rund 40 qcm. Phyllodium, Länge 12,5 cm, Breite 1,9 cm, Flächeninhalt 16,5 qcm. Bei Berücksichtigung der Ober- und Unterseite verdoppeln sich die erhaltenen Flächenwerte. Unter Außerachtlassung von Stiel und Rhachis des Fiederblattes verhält sich die Gesamtfläche des Fiederblattes zu der des Phyllodiums wie 80 zu 33. Ein noch weit größerer Unterschied besteht zwischen den beiden Blattformen, wenn man den Umfang der Blattorgane vergleicht. Nach neueren physikalisch-physiologischen Untersuchungen soll bekanntlich nicht nur die Größe der Blattfläche von Wichtigkeit für die Transpiration sein, sondern mehr noch der Umfang des Blattrandes. In obigem Beispiele mißt das Phyllodium 25 cm Randlinie, während das Fiederblatt ohne Berücksichtigung des Stieles eine tatsächliche Randentwicklung von 5,05 m aufweist! Die Zahl der Spaltöffnungen wurde vergleichsweise festgestellt. Auf eine Einheit von 100 Feldern (= 5 qmm) des Zeiß-Okular-Netzmikrometers treffen bei einer Vergrößerung von 230:1 bei schattig kultivierten A. Melanoxylon-Pflanzen auf der Oberseite der Fiederchen 5 Spaltöffnungen, auf der Unterseite 2—3; bei einer voll belichteten, gut ernährten Pflanze stieg die Verhältniszahl der Spaltöffnungen auf 10—14 bzw. 8—10. Phyllodien besitzen auf der gleichen Fläche beiderseits je 15 Spaltöffnungen, unterscheiden sich also in dieser Hinsicht nur verhältnismäßig wenig von den Fiederblättern. Unter Berücksichtigung des durchschnittlichen Flächenunterschiedes (80:33)

weist ein Fliederblatt etwa 1,7 mal soviel Spaltöffnungen auf als ein Phyllodium.

Außer den beiden geschilderten Versuchen (mineralisch-organische Volldüngung bei guten Lichtverhältnissen und den Korrelationsversuchen) führten keine der auf S. 364 genannten weiteren Experimente zu ständiger Phyllodienbildung.

Versuche mit Stecklingen. Es liegt die Vermutung nahe, daß Stecklinge von Pflanzen, die auf Grund bestimmter äußerer Bedingungen schon frühzeitig zur Phyllodienbildung gebracht werden (und diese auch beibehalten solange die Umweltfaktoren sich nicht wesentlich ändern), unter anderen Bedingungen leicht wieder als Fiederpflanzen weiterwachsen. Merkwürdigerweise ist das aber nicht der Fall. Die von einjährigen Pflanzen stammenden Stecklinge erscheinen in bezug auf die Formbildung ihrer Blattorgane von ihrer Stammpflanze weitgehend abhängig.

So entwickeln sich z. B. aus Stecklingen, die von einer i. J. 1931 infolge Kohlensäuredüngung nur phyllodial gewachsenen Melanoxylon-Akazie genommen sind, nur Phyllodien bildende Pfanzen — auch unter Bedingungen, unter denen die Phyllodienform sonst nicht auftritt. So hatten i. J. 1932 Frühjahrsstecklinge in einem warmen Gewächshause in großen (26 cm Durchm.) mit Torfmull gefüllten und gut feucht gehaltenen Töpfen, wenn sie von mit CO_2 begasten Phyllodienpflanzen stammten, bis 1. September eine durchschnittliche Größe von 52 cm erreicht. Es wurden im Mittel 25 Phyllodien, davon 6 mit Phyllodien besetzten Achselsprossen[1]), hervorgebracht, aber kein einziges gefiedertes Blatt. Im November waren gleichfalls nur Phyllodien vorhanden und auch im Frühjahr 1933 sind Fiedern noch nicht aufgetreten.

Gleichzeitig mit dieser Versuchsreihe wurden unter denselben Außenbedingungen Stecklinge, die von einer reinen Fiederpflanze stammten, weiterkultiviert. Bis 1. September 1931 erreichten die Pflanzen eine durchschnittliche Größe von 126 cm, bildeten im Mittel 45 Fiederblätter (Tragblätter) am Stamme, von denen 32 mit Achselsprossen versehen waren. Die ersten 1—3 Blattgebilde dieser Achselsprosse sind häufig phyllodial, die weiteren jedoch stets als Fiederblätter ausgebildet. Der Gesamteindruck der Pflanzen wird durchaus von den gefiederten Blättern bestimmt. Fiederblätter werden auch dann beibehalten, wenn die fiederblättertragenden Stecklinge im Torfmull möglichst trocken kultiviert werden. Dieser letztere Versuch lief vom Frühjahr 1932 bis Frühjahr 1933. Durch mangelhafte Belichtung können

1) Darunter Seitensprosse mit 16 Phyllodien ohne jede Fiederung.

bei Acacia Melanoxylon aber selbst die aus Phyllodienstecklingen herangewachsenen Pflanzen allmählich zur Fiederblattbildung veranlaßt werden.

Acacia microbotrya.

Bereits das 6.—8. Blattorgan aller Sämlingspflanzen entwickelt sich vollkommen zu je einem Phyllodium. Die Art ist durch Außeneinflüsse sehr schwer beeinflußbar. Auch Feucht- und Submerskultur, sowie die bei A. Melanoxylon mit Erfolg angewandte Kultur in künstlich erwärmtem Boden vermögen die rasch vorübergehende Periode der Fiederbildung nicht zu verlängern. Nur durch schwache Beleuchtung ließ sich das weitere Auftreten von Fiederblättern erreichen. Fig. 4 rechts zeigt ein Exemplar, daß vom 21. März bis 17. Oktober bei einer Lichtmenge gehalten wurde, die etwa $^1/_{30}$ der Lichtmenge betrug, die der gleichalten Kontrollpflanze (Fig. 4 links) zur Verfügung stand. Auch im Januar zeigten die schwach belichteten Pflanzen noch Fiedern. Versuche, durch Entfernen der Phyllodien korrelativ das Auftreten von Fiederblättern hervorzurufen, blieben ohne Erfolg.

Fig. 4. Acacia microbotrya. Links hell, rechts bei schwacher Beleuchtung kultivierte Pflanze.

Es gilt als bekannt, daß die Einstellung der Phyllodien in die Medianebene des Sprosses im allgemeinen unabhängig vom Lichte erfolgt. Bei A. microbotrya wurden jedoch Klinostatenversuche durch-

geführt, um zu prüfen, ob die vertikale Richtung der Stielverbreiterung bei der Phyllodienentstehung mit der Schwerkraft zusammenhinge. Zu diesem Zwecke wurden Sämlingspflanzen auf einem Klinostaten, dessen Achse horizontal gestellt war, befestigt. Vier Pflanzen wurden 2 Monate auf dem Klinostaten in horizontaler Richtung in langsamer Bewegung belassen, so daß die Schwerkraft bei den neugebildeten Phyllodien nicht richtungweisend sein konnte. Trotzdem blieb die phyllodiale Verbreiterung auch hier vertikal wie bei den nicht rotierten Pflanzen.

Acacia verticillata.

Die ersten 5—6 Blattorgane sind stets Fiederblätter, die weiteren nadelförmige, in Wirteln angeordnete Phyllodien. Goebel (3) beschreibt einen Fall, wo einige Seitentriebe von mit Phyllodien versehenen A. verti-

Fig. 5. Acacia verticillata. Gleich alte Sämlingspflanzen. Das Exemplar rechts bei schwacher Beleuchtung kultiviert, 6 Wochen nach Versuchsbeginn. Es treten wieder gefiederte Laubblätter auf.

cillata-Pflanzen zur Bildung von Fiederblättern zurückkehrten, wenn die Pflanzen — nachdem sie erst unbedeckt und trocken gestanden waren — in feuchter Luft unter einer Glasglocke kultiviert wurden. In meinen Versuchen gelang die Wiederhervorrufung der Jugendform

am Hauptsproß und nur dann, wenn die Pflanzen bei Lichtmangel kultiviert wurden. In feuchter Luft, aber hell stehende Exemplare bilden keine gefiederten Laubblätter mehr aus. Vielleicht hat auch in Goebels Versuchen die plötzliche Verringerung der bisherigen Lichtmenge und -intensität durch das Bedecken der Pflanzen mit einer Glasglocke eine größere Wirkung ausgeübt als die damit verbundene Erhöhung der Luftfeuchtigkeit, wenn auch natürlich zu berücksichtigen ist, daß in Goebels Versuch der Feuchtigkeitsunterschied durch die vorausgegangene Austrocknung ein besonders großer und deshalb wohl auch von größerer Einwirkung war. Sehr schattig stehende Exemplare entwickelten von Juni bis Januar nur gefiederte Blätter. Fig. 5 rechts zeigt eine A. verticillata-Pflanze mit wieder beginnender Fiederblattbildung nach sechswöchiger Kultur in schwachem Lichte, links eine gleichalte, hell gestandene Pflanze. Im Mai des folgenden Jahres traten neben Fiederblättern wieder Phyllodien auf, da den Pflanzen wieder mehr Licht zur Verfügung gestellt wurde. Eine Reihe von anderen Versuchen, Fiederblattbildung hervorzurufen, verlief negativ, auch Anwendung von Bodenwärme und Auspflanzen in feuchten Torfmull. In solcher Weise behandelte Pflanzen entwickelten sich ziemlich rasch zu großen Exemplaren, eine qualitative Umstimmung der Blattorgane war aber damit nicht verbunden. Die Fiederchen schattig kultivierter Pflanzen bleiben etwas kleiner als die der Jugendblätter. Die Verhältnisse des anatomischen Baues sind ganz ähnlich wie bei A. Melanoxylon (vgl. S. 368), auch hinsichtlich des Phyllodiums.

Weitere Versuche mit Acacia-Arten.

Die Versuche, die Phyllodien- bzw. Fiederblattform durch Außenfaktoren abzuändern, wurden noch bei einer Reihe anderer Acacia-Arten unternommen. Diese erwiesen sich jedoch meist als äußerst starr. Die stets fiederblättrige A. dealbata ist nicht zu bewegen, an Stelle ihrer Fiederblätter Phyllodien zu bilden. Selbst CO_2-Düngung ist hier wirkungslos, wie auch Entfernung der Fiederblättchen. Diese Art ist ein gutes Beispiel für die Fähigkeit von Acacia, auch ohne die Phyllodienform trockene und besonnte Standorte zu besiedeln. Phyllodien erscheinen bestimmten klimatischen Bedingungen zwar gut angepaßt, eine conditio sine qua non erfüllen sie jedoch nicht, denn Acacia kann bestimmten klimatischen Bedingungen — wie eben A. dealbata zeigt — auch auf andere Weise als durch Phyllodienbildung gerecht werden. Bei A. longifolia ist das 1. Blattorgan als Fiederblatt ausgebildet, schon das 2. hat einen phyllodialen Stiel und das

3. oder 4. ist bereits ein fertiges Phyllodium. Eine Umstimmung war auch bei Schatten- und Feuchtkultur nicht mehr möglich. Auch bei A. cultriformis, A. cyanophylla[1]) und A. pycnantha bleibt die einmal aufgetretene Phyllodienform unter allen Umständen erhalten, selbst bei Bodenwärme. A. cyanophylla wächst in Australien in der Nähe der Küsten und an den Flußläufen; trotzdem bedient sie sich stets hartnäckig der xerophytischen Phyllodienform! Keimpflanzen von A. saligna bilden zuerst etwa 6 Blätter mit Stielen von zunehmender Länge, bei dem 7. ist der Stiel phyllodial, das 8. Blattorgan ist ein Phyllodium auch bei Feucht- und Schattenkultur. Schattenkultur kombiniert mit Entfernung der Phyllodien ergab langes Auswachsen des Sprosses, aber keine Fiederbildung. A. calamifolia wuchs bei Bodenwärme kräftig, bildete aber keine Fiedern. Bei Kultur in schwacher Beleuchtung (Beginn Mitte Juni) traten erst im Januar allmählich einige Fiedern auf. Als sehr starr erwies sich A. neriifolia. Bei ihr ergab die Schattenkultur von Juni bis Januar keine Fiederblattbildung, auch Phyllodienentfernung, sowie diese kombiniert mit Schattenkultur ermöglichte nicht das Auftreten von Fiederblättern. Kultur in feuchtem Torfmull mit Bodenerwärmung auf 30° C förderte das Wachstum kräftig, doch blieb auch im folgenden Jahre die Phyllodienform erhalten.

Anhangsweise geschildert seien noch einige Versuche mit der brasilianischen

Oxalis rusciformis.

Da Samen und Keimpflanzen nicht zur Verfügung standen, wurden Ende Oktober Stecklinge gemacht und nach der Wurzelbildung in kleine Töpfe verpflanzt. Bei Versuchsbeginn, Mitte März des folgenden Jahres, waren die Pflanzen 8—10 cm hoch und blühten. Während die weiter unten befindlichen alten Phyllodien an ihrer Spitze noch je drei Fiedern haben, sind die jüngeren, neugebildeten Phyllodien ohne Fiedern. Die Versuchspflanzen wurden nun — ähnlich wie Acacia — verschiedensten äußeren Bedingungen ausgesetzt: Trockenkultur in Sand, Feuchtkultur in dampfgesättigtem Raume, Sproß allein in feuchtem Raume und Wurzeln trocken in Sand, Pflanzen bis zum Topfrande in Wasser, Pflanze ganz untergetaucht, Wasserkultur in v. d. Cronescher Nährlösung, dieselbe mit gekürzten Wurzeln, Wasserkultur mit be-

1) Goebel (3) fand einmal „Rückschlagserscheinungen auch bei einer Pflanze von Ac. cyanophylla, die . . . im Kulturhaus stehen blieb, nachdem sie vorher vernachlässigt worden war".

lichteten Wurzeln, Schattenkultur, Dunkelkultur, Volldüngung mit NKP (BASF der I. G. Farbenindustrie), Ultraviolettbestrahlung mittels großer Hanauer Quarzlampe (ohne Filter, 60 cm Abstand, täglich 6—9 Min.). (Es wurden stets auch Exemplare zu den Versuchen benützt, an denen zuvor die Blüten und Knospen entfernt worden waren.) Bei keiner der unter den genannten Bedingungen 6 Wochen lang kultivierten Pflanzen kam es zu einem Wiederauftreten der Fiederbildung. Die Stecklingspflanzen erweisen sich als ziemlich starr, was mit dem bei Acacia Melanoxylon angetroffenen Verhalten (S. 372) übereinstimmt. Nur bei einseitiger Stickstoffdüngung (NH_4NO_3) setzten neugebildete Blattstiele (Phyllodien) wieder Fiederblätter an. Nach Hildebrand (5) tritt die dreiteilige Blattspreite zu Zeiten kräftigen vegetativen Wachstums auf. Das vorliegende Versuchsergebnis bestätigt diese Annahme.

Erwähnenswert ist das Verhalten der Phyllodien bei Bestrahlung mit ultraviolettem Quarzlampenlicht (wie oben angegeben). Die Pflanzen blühen reichlich, eine Neubildung von Phyllodien findet nicht statt. Die jüngeren, zuletzt entstandenen Phyllodien führen phototropische (genauer ultraphototropische) Bewegungen aus. Die Lampe befindet sich direkt über den Versuchspflanzen, das Licht kommt also von oben. Anfänglich bewegen sich die schräg nach oben gerichteten Phyllodien[1]) (in der Weise, daß ihre Spitze einen Kreissektor in vertikaler Richtung beschreibt) nach unten von der Lampe weg. Dadurch kommen sie horizontal zu stehen und bieten den Strahlen die ganze Fläche (Oberseite). Nach einigen Tagen führen sie jedoch eine Drehung aus und stellen sich vertikal, wodurch sie den intensiven Lichtstrahlen ausweichen! Die Reizbewegung erfolgt also in zwei Stadien: 1. Wegbewegung (negativ phototrophisch). 2. Drehbewegung in die Vertikale (nach Art der „Kompaßpflanzen"). Pflanzen, die unter der Lampe umgelegt waren, also seitlich bestrahlt wurden, führten die Bewegungen nicht aus.

Zusammenfassung.

Sämlingspflanzen von Acacia Melanoxylon wurden unter verschiedenartig veränderten Außenbedingungen kultiviert, um die Einwirkung äußerer Faktoren auf die Art der auftretenden Blattorgane festzustellen.

Nur zur Bildung von Fiederblättern kommt es sowohl bei Lichtmangel als auch bei Kultur in künstlich erwärmtem, feuchtem Torfmull-

1) Es sei daran erinnert, daß die Phyllodien bei Oxalis rusciformis horizontal verbreitert sind, nicht vertikal wie bei Acacia.

boden — bedingt durch den absoluten bzw. relativen Mangel an Assimilaten.

Phyllodienbildung läßt sich an Sämlingspflanzen experimentell hervorrufen a) durch Anreicherung der Assimilate mittels organischer Ernährung (mineralische Volldüngung kombiniert mit CO_2-Düngung), b) korrelativ durch eine Hemmung der vegetativen Entwickung, bedingt durch künstliche Entfernung der Fiedern oder Austrocknung des Substrates bis zum Abfallen der Fiederblättchen.

Der Flächeninhalt eines Fiederblattes verhält sich zu dem eines Phyllodiums etwa wie 80:33, der Umfang des Blattrandes mißt über 5 m, der des Phyllodiums 25 cm (Beispiel von S. 371), Kriterien, die für die Transpiration von Wichtigkeit sind.

Aus Stecklingen gezogene Pflanzen erweisen sich in bezug auf die Formbildung ihrer Blattorgane im Gegensatze zu Sämlingspflanzen als kaum modifizierbar. Sie behalten auch unter sehr veränderten Außenbedingungen die Erscheinungsform weitgehend bei, die bereits dem Steckling eigen war.

Bei Acacia microbotrya gelingt eine Verlängerung des Jugendstadiums (Beibehaltung der Fiederblattgestalt) nur durch Verringerung der Lichtmenge auf etwa $^1/_{30}$ des den Kontrollpflanzen zur Verfügung stehenden Lichtquantums.

Klinostatenversuche ergeben, daß die vertikale Richtung der Stielverbreiterung bei der Phyllodienentstehung nicht mit der Schwerkraft zusammenhängt.

Bei Acacia verticillata gelingt die Wiederhervorrufung der fiederblätterigen Jugendform ebenfalls durch eine starke Verringerung der zur Verfügung stehenden Lichtmenge. Starr und nicht umzustimmen sind die fiederblätterige A. dealbata und die phyllodialen A. cultriformis, A. cyanophylla, A. neriifolia, A. pycnantha und A. saligna. Bei Acacia calamifolia lassen sich allmählich wieder Fiederblätter hervorrufen.

Mit Phyllodien besetzte Stecklingspflanzen von Oxalis rusciformis können durch Stickstoffdüngung (NH_4NO_3) wieder zur Fiederblattbildung veranlaßt werden.

Bei Bestrahlung mit ultraviolettem Quarzlampenlichte führen die jungen Phyllodien von Oxalis rusciformis zuerst eine negativ phototropische Bewegung und hierauf eine Drehbewegung in die Vertikale aus, wodurch sie den intensiven Strahlen ausweichen.

Literaturverzeichnis.

1) Bentham, G., Revision of the Suborder Mimoseae. Transact. Linnean Society London. **30**, 3. (1875).
2) Diels, L. und Pritzel. E., Fragmenta Phytographiae Australiae occidentalis Englers Botan. Jahrb. **35** (1905) 276.
3) Goebel, K., Über Jugendformen der Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung. Sitzungsber. d. math.-phys. Kl. d. k. bayer. Akad. Wiss. **26** (1896) 481/6.
4) — Organographie der Pflanzen. 3. Aufl., Bd. I (Jena 1928) 379 und Bd. III (Jena 1933) 1581.
5) Hildebrand, F., Über die Jugendzustände solcher Pflanzen, welche im Alter vom vegetativen Charakter ihrer Verwandten abweichen. Flora **58** (1875) 325.
6) — Einige Beobachtungen an Keimlingen und Stecklingen. Botan. Zeitg. **50** (1892) 6.
7) Mann, A., Was bedeutet „Metamorphose" in der Botanik? Diss. München 1894.
8) Peters, Th., Zur Anatomie des Phyllodiums von Acacia. Diss. Braunschweig 1912.
9) Reinke, J., Untersuchungen über die Assimilationsorgane der Leguminosen. Jahrb. f. wissensch. Botanik **30** (1897) 575.
10) Vischer, W., Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Jugend- und Folgeformen xerophiler Pflanzen. Flora **108** (1915) 1.

FLORA

ODER ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

HERAUSGEGEBEN VON

DR. O. RENNER

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT JENA

NEUE FOLGE. 27. BAND

DER GANZEN REIHE 127. BAND

MIT 141 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 5 TAFELN

589

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1933—1934

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany

Heft 1, S. 1— 92, erschienen 11. 1. 1933
„ 2, „ 93—184, „ 12. 2. 1933
„ 3, „ 185—271, „ 28. 12. 1933
„ 4, „ 273—379, „ 26. 3. 1934

Druck von Ant. Kämpfe in Jena

Inhaltsverzeichnis.

Seite

BERGDOLT, ERNST, Pteridophytenstudien. I. Die heterophyllen Trichomanes-Arten. Mit 14 Abbildungen im Text . . . . . 251—271

BERGDOLT, ERNST, Über die Bedingungen der Phyllodienbildung bei Acacia und über Licht-Reizbewegungen an Oxalis rusciformis-Phyllodien. Mit 5 Abbildungen im Text . . . . . 362—379

BRAUNER, LEO, Zur Frage der postmortalen Farbstoffaufnahme von Pflanzenzellwänden. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . . 190—214

BÜNNING, ERWIN, Weitere Untersuchungen über die Erregungsvorgänge bei seismonastischen Bewegungen. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 119—139

EBER, ERNA, Karpellbau und Plazentationsverhältnisse in der Reihe der Helobiae. Mit einem Anhang über die verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen Ranales und Helobiae. Mit 25 Abbildungen im Text . . . . . 273—330

FREISLEBEN, RUDOLF, Untersuchungen über Bildung und Auflösung von Cystolithen bei den Urticales. Mit 18 Abbildungen im Text 1—45

HÖFLER, KARL, Regenerationsvorgänge bei Griffithsia Schousboei. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 331—344

KAULE, ALBERT, Über die Cephalodien der Flechten. (2. Beitrag.) 345—361

RENNER, O., Zur Kenntnis der Letalfaktoren und des Koppelungswechsels der Oenotheren. Mit 12 Abbildungen im Text . . . . . 215—250

SCHMELZEISEN, WILHELM, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einiger Marattiaceen, Cyatheaceen und Polypodiaceen. Mit 5 Abbildungen im Text und Tafel I—V . . . 46—80

SCHNEE, LUDWIG, Einiges über die Beziehungen zwischen Blütenbildung und Tod der hapaxanthischen Pflanzen. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 81—92

SCHULLE, HEINRICH, Zur Entwicklungsgeschichte von Thesium montanum Ehrh. Mit 13 Abbildungen im Text . . . . . 140—184

SCHWARTZ-KRAEPELIN, HANNA, Experimentell-morphologische Untersuchungen über die Wachstumspotenzen bei Rhizom- und Zwiebelpflanzen. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . . 93—118

WENDEROTH, HILDE, Einige Ergänzungen zur Kenntnis des Aufbaus von Dictyota dichotoma Lamour. und Padina Pavonia Lamour. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 185—189

Vegetationsbilder

Begründet von G. Karsten und H. Schenck †
Herausgegeben von Prof. Dr. G. Karsten und Prof. Dr. H. Walter.

24. Reihe. Heft 1/2:

Südwest — Australien

Von

L. Diels und **E. Pritzel**
Berlin

12 Vegetationsbilder auf 12 Lichtdrucktafeln
2 S. Text (mit 1 Kartenskizze) und 12 Blatt Tafelerklärungen. 4°

1933 Rmk 8.—

Pflanzenforschung

Herausgegeben von Prof. Dr. R. Kolkwitz, Berlin-Dahlem

Heft 16:

Die Eisenorganismen

Systematik und Morphologie

Von

Dr. **Paul Dorff**

Mit 40 Abbildungen im Text

III, 62 S. gr. 8° 1934 Rmk 3.60

Die Pflanzenareale

Sammlung kartographischer Darstellungen von Verbreitungsbezirken der lebenden und fossilen Pflanzen-Familien, -Gattungen und -Arten. Herausgegeben von Prof. Dr. E. Hannig, Münster i. W. und Prof. Dr. H. Winkler, Breslau.

IV. Reihe, Heft 1 = Karte 1—10. 4° 1933 Rmk 7.50

Die mediterran-orientalischen Arten der Gattung Hypericum. Von **B. Stefanoff,** Sofia. 9 Karten und 10 S. Text.

Nachträge und Verbesserungen zu den Amerika-Karten (Reihe I, Karte 4—5, 31—33 / Reihe II, Karte 1—5, 11—17 / Reihe III, Karte 1—3). 1 Karte und 3 S. Text.

Das heutige geschichtliche Bild von Ernst Haeckel.

Rede gehalten bei der Gedächtnisfeier der Universität Jena zu Haeckels 100. Geburtstag in der Aula der Universität Jena am 16. Februar 1934 von **Victor Franz,** dem 5. Inhaber der von Haeckel 1887 gegründeten Professur für Phylogenie 26 S. gr. 8° 1934 Rmk 1.50

Beilagen: 2 Prospekte vom Verlag **Gustav Fischer** in **Jena,** über **„Neue botanische Veröffentlichungen"** und **„Lundegårdh, Quantitative Spektralanalyse".**

HANDWÖRTERBUCH DER NATURWISSENSCHAFTEN

ZWEITE AUFLAGE

Herausgegeben von

R. Dittler — Physiologie
G. Joos — Physik
E. Korschelt — Zoologie
G. Linck — Mineralogie, Geologie
F. Oltmanns — Botanik
K. Schaum — Chemie

Zehn Bände

Verlag von Gustav Fischer in Jena

. . Das Handwörterbuch bedeutet, gerade weil es in einer auch für den Wissenschaftsbetrieb so kritischen Zeit erscheint, einen Markstein innerhalb des wissenschaftlichen Schrifttums, sein Wert kann nicht hoch genug angeschlagen werden. Es dürfte auf lange Zeit hinaus das letzte derartige Werk sein, zu dessen Veröffentlichung ein Verleger des In- oder Auslandes den Mut finden wird, und schon aus diesem Grunde sollte diese neue Auflage des Handwörterbuches der Naturwissenschaften in keiner größeren Bibliothek fehlen. Es zeigt wie kein anderes Werk den gegenwärtigen Stand des naturwissenschaftlichen Wissens, und das in jedem einzelnen Zweige. . . .

Die Naturwissenschaften. 1933, Heft 47

Soeben erschien:

Band IV: Fische — Gesteinskunde

Mit 961 Abbild. im Text. VIII, 1270 S. 1934 Rmk 60.—, in Halbleder geb. 67.—

Früher erschien:

Band I. **Abbau — Blut.** Mit 651 Abbildungen im Text. X, 1078 S. 1931 Rmk 48.—, in Halbleder geb. 56.—

Band II. **Blütenpflanzen — Dutrochet.** Mit 974 Abbildungen im Text. VIII, 1172 S. 1933 Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Band III. **Echinoderida — Fette.** Mit 973 Abbild. im Text. VIII, 1230 S. 1933 Rmk 60.—, in Halbleder geb. 67.—

Band VI. **Lacaze-Duthiers — Morison.** Mit 885 Abbildungen im Text. VIII, 1134 S. 1932 Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Band VII. **Morphologie — Poisson.** Mit 1007 Abbildungen im Text. VIII, 1140 S. 1932 Rmk 54.—, in Halbleder geb. 61.—

Band VIII. **Polarlicht — Siemens.** Mit 980 Abbild. im Text. VIII, 1248 S. 1933 Rmk 60.—, in Halbleder geb. 67.—